Pr 3366

HALIOTIS

VOL. 23
1993 (1994)

issn 0397.765 x

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

SOCIETE FRANÇAISE DE MALACOLOGIE

Les nouvelles de la SFM

Lettre d'information CM/143, juin 1994

Appel à manuscrits

Vous recevez, avec cet envoi, votre *Haliotis* volume 23 (à moins que vous n'ayez fait l'option d'adhésion sans abonnement). Je remercie ceux qui nous ont fait confiance en nous soumettant leurs travaux pour publication. Maintenant, c'est vers la sortie des prochains volumes que doivent se diriger nos efforts.

Nous ne pouvons plus compter seulement sur les congrès pour alimenter un volume par an. L'organisation d'un congrès national se heurte de plus en plus à la concurrence d'autres congrès (comme ceux de l'UNITAS) qui nous amènent à espacer les dates. Peut-être aussi y a-t-il un certain décalage entre un travail présenté en congrès et celui, plus mûri, qu'une revue souhaite publier.

Tout cela fait que la survie d'*Haliotis* en tant que revue dépend de l'arrivée de manuscrits à la rédaction. C'est donc un appel que je lance, pour étoffer un volume 24 qui pourrait être bouclé à la fin de l'année 1994. Envoyez-nous des articles, encouragez vos collègues à faire de même. Rappelons que pour le 23 qui a été imprimé en mai, les manuscrits issus de La Rochelle sont arrivés entre octobre et janvier...

On pourrrait mettre en doute la nécessité de maintenir un périodique malacologique en France. Il est vrai qu'aucun d'entre nous ne rencontrerait de difficulté pour publier ailleurs des travaux de qualité. Mais qu'arriverait-il si les sociétés malacologiques nationales, qui publient les revues de notre spécialité, tenaient toutes ce raisonnement? Il nous est agréable de voir *Haliotis* à flot et de participer ainsi à la vitalité de notre discipline.

Le secrétaire général, Serge GOFAS

L'**Association Française d'Halieumétrie** vient d'être créée

L'idée est partie d'un petit groupe de chercheurs halieutes; elle a pris corps lors de l'Assemblée Générale constitutive réunie à Rennes en juillet 1993, en "marge du Premier Forum Halieumétrique". Près d'une centaine de scientifiques d'organismes divers (IFREMER, ORSTOM, Etablissements d'enseignement supérieur et de recherche, INRA, CEMAGREF...) ont alors marqué leur intérêt pour une structure souple favorisant l'échange et la réflexion scientifique. L'objectif annoncé est ainsi de contribuer au dynamisme des recherches qui concernent l'évaluation quantitative et la modélisation des ressources vivantes aquatiques et des systèmes halieutiques.

En quelque sorte, c'est fondre dans un même mouvement scientifique, l'halieutique (discipline née de l'analyse de l'activité de pêche, la biométrie (science qui étudie à l'aide des mathématiques les variations biologiques) et l'économétrie (le traitement mathématique des données statistiques concernant les phénomènes économiques). Halieumétrie était donc le terme tout indiqué pour désigner ce champs de recherche.

Aujourd'hui, l'halieumétrie n'est plus un simple mot, c'est une association de chercheurs, qui devrait prochainement regrouper une centaine de scientifiques et qui veut rassembler toutes les personnes que la thématique « Ressources, exploitation et quantification» motive.

Cette association, dont le domaine d'activité peut rejoindre celui de certains membres de la S.F.M., constitue un nouvel espace de dialogues, de débats et de collaborations, dans un cadre qui n'est pas soumis aux contraintes institutionnelles. Elle vise à faire avancer les idées et les projets entre chercheurs, entre laboratoires, entre organismes, et entre disciplines. Elle est un outil mis à la disposition des scientifiques pour faire aboutir les projets qui leur tiennent à coeur.

D'ores et déjà, l'association s'est dotée d'un conseil d'administration présidé par Jean-Claude Le Guen, directeur de recherche à l'ORSTOM. Elle édite une lettre d'information dont on attend le deuxième exemplaire. Elle a pris différentes initiatives: table ronde, groupe de travail, débat... Les projets ne manquent pas et les bonnes volontés sont toutes les bienvenues.

Le *second Forum halieumétrique* se tiendra à Nantes en 1995 (dates prévues: du 26 au 28 juin). Sous réserve de modifications ultérieures, il pourrait être consacré au problème de la prise en compte de la dimension spatiale dans la représentation et la modélisation des systèmes halieutiques.

(Texte communiqué à la S.F.M. par Arnauld Souplet, IFREMER, centre de Boulogne s/mer, 150 quai Gambetta, 62231 Boulogne s/Mer)

A L'occasion de son Assemblée Générale qui aura lieu le samedi 25 juin 1994 à l'Institut National Agronomique, Amphithéatre Tisserand, 16 rue Claude Bernard - 75005 Paris, la **SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ECOLOGIE** organise un Colloque sur le thème

"L'ECOLOGIE, SCIENCE AU SERVICE DE LA CONSERVATION"

de la théorie écologique aux cas concrets de conservation

Intervenants: F. RAMADE (Professeur à Paris XI, président de la SFE), M. BARBAULT (Professeur à Paris VI), H. MAURIN (Secrétariat Faune Flore, MNHN), M. BARBERO (Professeur à l'université de Provence), C. F. BOUDOURESQUE (Professeur à l'université d'Aix-Marseille II), B. FROCHOT (Professeur à l'université de Bourgogne), P. JOUVENTIN (Directeur du laboratoire C.E.B.C. du CNRS à Villiers en bois), E. COULET (SNPN, Directeur de la réserve nationale de Camargue).

Participation gratuite. Le colloque s'ouvrira à 9 heures et se terminera aux environs de 17 heures- Prière de s'inscrire auprès du secrétariat de la Société Française d'Ecologie, le nombre de places étant limité c/o M Michel ECHAUBARD, Ecotoxicologie des Pesticides, Laboratoire de Zoologie, IAN, 16, rue C.Bernard, 75231 Paris cedex 05, Tel. (1)44 08 18 22, fax (1)44 O8 18 56

L'**Association française d'étude des Mollusques continentaux** (AFEMC) organise cet été, comme chaque année, une session de terrain. La session 1994 est prévue du 29 août au 3 septembre dans le Jura. pour tous renseignements, écrire à l'AFEMC, c/o Museum REQUIEN67 rue Joseph Vernet - 84000 AVIGNON

r a p p e l s

Xe congrès de la Société Espagnole de Malacologie
Barcelone, 13-16 septembre 1994
Secrétariat: Depto.Biología Animal, Fac. Biologia, Univ. Barcelona
Avenida Diagonal, 645, E-08028 Barcelona, Espagne
Fax (34 - 3) 411 08 87, Téléphone (34 - 3) 402 14 35.

12e congrès international de malacologie (UNITAS) à Vigo (Espagne) du 3 au 9 septembre 1995. Les préinscriptions sont terminées, mais il est encore temps pour les inscriptions. La date couperet, c'est le 31 décembre 1994 pour l'envoi des résumés. Secrétariat du congrès : M.T. Fernandez, Instituto de Investigaciones Marinas, Eduardo Cabello 6, E-36208 Vigo, Espagne - fax (34-86) 29 27 62.

Rectificatif

Nous devons les plus plates excuses à notre estimé confrère Charles GREGOIRE, dont le nom est apparu sur la liste des membres radiés pour retard de cotisation, alors que le conseil de la Société l'avait déclaré membre d'honneur. Le secrétaire général, qui a feuilleté le fichier du trésorier sans remonter plus loin dans les archives, fait son *mea culpa*.

@dresses électroniques

L'un d'entre nous faisait remarquer qu'il serait utile de faire figurer dans l'annuaire de la SFM les adresses électroniques (e-mail) de ceux qui utilisent ce mode de communication. C'est une bonne idée : voici la mienne gofas@mnhn.fr, envoyez moi un message si vous désirez que la vôtre figure sur les prochains addenda à l'annuaire. Pensez aussi que c'est un bon moyen de faire parvenir de petites contributions aux "Nouvelles", que je pourrai copier directement! - S.G.

COTISATIONS S.F.M. 1994:	
Adhésion sans abonnement:	80 francs
Adhésion avec abonnement (personnes physiques):	200 francs
Adhésion avec abonnement (étudiants):.....	100 francs
Abonnement (personnes morales):	280 francs

Règlement par chèque bancaire ou postal libellé à l'ordre de la Société Française de Malacologie et adressé au Trésorier de la SFM, 55, rue de Buffon 75005 Paris. Vous pouvez aussi envoyer un virement postal ou un mandat poste sur le CCP 30 38766 X La Source, et adresser une copie du récépissé au Trésorier.

Si vous êtes à l'étranger, l'envoi de chèques bancaires est déconseillé en raison des frais élevés que cela entraîne; les chèques devront être libellé en francs français et les frais seront à votre charge.

Haliotis, revue de la Société Française de Malacologie, est ouverte à des articles originaux couvrant tous les aspects de l'étude des Mollusques. Son rythme de parution est en principe annuel, avec un ou plusieurs fascicules.

La soumission d'un manuscrit à *Haliotis* sous-entend qu'il n'est pas publié ou sous presse ailleurs. Les auteurs qui désireront utiliser ultérieurement des matériaux publiés dans *Haliotis* devront préalablement obtenir la permission de la S.F.M.

Le nombre de pages par article est en principe limité à 12, sauf accord préalable avec le comité de rédaction.

Soumission des manuscrits

Les textes doivent être saisis sous un traitement de texte d'usage courant. Il sera soumis dans un premier temps deux exemplaires tirés sur format A4 avec double interligne, ainsi que l'original et deux copies des illustrations. Les manuscrits sont à adresser au secrétariat général de la S.F.M., 55 rue Buffon, 75005 Paris, ou à un des membres du comité de rédaction.

Le manuscrit sera lu par un ou plusieurs spécialistes choisi(s) par le comité de rédaction, dont les commentaires seront adressés à l'auteur (sous forme anonyme ou non au choix du rapporteur). L'auteur a l'obligation de prendre en considération les commentaires du rapporteur et adressera s'il y a lieu une version révisée ainsi qu'une copie de la disquette de texte. Le comité de rédaction prendra, au vu des commentaires du rapporteur, une décision d'acceptation ou de refus du manuscrit.

Organisation du texte

- titre concis et informatif: pensez qu'il doit servir à l'indexation. Si le titre contient un nom de genre ou d'espèce peu connu, ce nom sera accompagné du nom d'un taxon supraspécifique
- prénoms (en entier) et noms des auteurs
- adresses des auteurs.
- "abstract" en Anglais, précédé du titre en Anglais.
- résumé (dans la langue du texte de l'article) exposant les principaux résultats, mais pas de descriptions de taxa nouveaux éventuellement introduits dans l'article.
- texte proprement dit comprenant, dans cet ordre, Introduction, Matériel et méthodes, Résultats, Discussion, Conclusions, Remerciements, Bibliographie.

Les niveaux hiérarchiques de sous-titres seront limités le plus possible. Les sous-titres ne seront en aucun cas numérotés.

Illustrations

Seules les illustrations en noir et blanc seront prises en charge par la revue. Le surcoût des illustrations en couleur sera à la charge des auteurs.

Les illustrations doivent être de bonne qualité, prêtes à cliché. Les dessins seront de préférence réalisés à une dimension supérieure à leur taille finale, et seront accompagnés d'une photocopie réduite à la taille finale désirée par l'auteur. La dimension des lettrages utilisés devra tenir compte de cette réduction et leur taille une fois réduite sera au moins de 1,5 mm.. Pour les tableaux et graphiques, des tirages d'imprimante laser ou à jet d'encre sur papier sont acceptables comme originaux. Les cartes devront faire figurer des coordonnées géographiques et avoir un cadre.

Les photographies seront montées avec leurs lettrages définitifs, à la dimension sous laquelle elles doivent être publiées. Les planches photographiques mesurent au maximum 16,5 x 23 cm.

Toutes les figures doivent être numérotées en une série unique, qu'il s'agisse de dessins, de photographies montées en planche ou de graphiques. Les tableaux (comportant exclusivement du texte ou des chiffres, à l'exclusion de graphiques) seront numérotés en une autre série. Les légendes des figures et des tableaux seront regroupées sur une feuille à part, et copiées également dans la disquette. Les auteurs pourront indiquer dans le texte la position souhaitée des figures et tableaux.

(suite sur la 3e page de couverture)

Editorial

Pz 3966

Le n° 23 d'*Haliotis* contient treize articles, tous issus de travaux présentés au IX^e^ congrès de la Société Française de Malacologie. Cette manifestation, organisée à La Rochelle en juillet 1993 par J. Tardy, s'accompagnait du symposium international "malacologie et environnement".

Les six premiers articles sont ceux correspondant au congrès proprement dit et traitent de thèmes divers: biologie, écologie, biominéralisation, reproduction. Les sept autres s'inscrivent dans le cadre du symposium et se rapportent à des espèces d'interêt commercial : ostréidés, mytilidés, pectinidés.

Le congrès et la publication ont été rendus possibles grâce aux organismes qui nous ont apporté leur concours financier :
Commission de la Communauté Européenne
Ministère de la Recherche et de la Technologie
Conseil Régional de Poitou-Charente
Conseil Général de la Charente-Maritime
Communauté Urbaine de La Rochelle
I.F.R.E.M.E.R.
Chambre de Commerce et d'Industrie de Rochefort
Agence Adour-Garonne
I.U.T. de La Rochelle.

Ce volume, qui continue la série d'*Haliotis* avec une typographie rénovée, n'est pas un simple "acte de congrès". Les textes publiés représentent une sélection de travaux présentés au congrès; ils sont en général plus complets que les communications elles-mêmes et tiennent compte des avis des référendaires qui les ont évalués. Nous espérons que cet *Haliotis* nouvelle formule sera bien accueilli par la communauté malacologiste et attirera des articles variés et de qualité pour les prochains numéros.

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Données récentes sur la biologie des mollusques

Pierre LUBET [1]

ABSTRACT

Recent advances in Mollusc Biology

Important informations are given in the field of regulations controlling growth, nutrition, storage tissue and reproduction in marine Molluscs, with special implications for bivalve farming.

Growth: Experimental studies on *Lymnaea* have shown the existence of a growth hormone from the light green cells (LGC) of the brain, that release insulin related peptides (MIP). An endocrine factor from the brain of *Mytilus* is responsible of protein synthesis. *Mytilus* brain specific antibodies (MAB) demonstrate the existence of different neurosecretory cell types. Among these MAB, one shows a pattern similar to the polyclonal antibodies raised against MIP or vertebrate insulin.

Nutrition: The synthesis and secretion of digestive enzymes (amylase) is under the dependance of neuropeptides *(Pecten maximus)*, bioessays showing the positive effect of FRMFamide and related peptides on the enzyme release.

Storage tissue: The diversity of storage tissue in Molluscs can be considered as an adaptation to different reproductive strategies. Recent studies on the synthesis and degradation of glycogen in *Mytilus* have shown the involvement of a brain hormonal factor in the release of glucose from the storage cells. An endocrine factor facilitates the glucose transfert from the hemolymph to the cell.

Reproduction: A comparative review of data on endocrine factors controlling the reproduction of marine bivalves and gastropods had shown that gametogenesis and spawning are under the dependance of brain factors, that might act in synergy of steroïds during the multiplication of germinal cells (Bivalves). Differenciation and activity of accessory sex organs is controlled by brain factors and steroïds (Gastropods). Recent investigations on Cephalopods *(Sepia)* have shown that the neuroendocrine control of reproduction could be related to this pattern.

Depuis près d'une décennie, des progrès si importants ont été réalisés au niveau de la connaissance de la biologie des mollusques qu'il serait illusoire de vouloir les exposer dans le cadre restreint d'une conférence. Ce symposium international se déroulant à La Rochelle, dans une région qui est un haut lieu de la conchyliculture et où oeuvrent avec talent de nombreuses équipes de chercheurs, je me limiterai aux mollusques marins en essayant de dégager les incidences pratiques de ces recherches en aquaculture. Je me suis efforcé de sélectionner à partir d'espèces "commerciales",

[1] Equipe de Biologie et Biotechnologies marines I.B.B.A. Université de Caen - Basse-Normandie. Cet article reprend le texte de la conférence inaugurale prononcée le 7 juillet 1993 au congrès de la Société Française de Malacologie.

plusieurs modèles concernant la croissance, la nutrition, le métabolisme et la reproduction, en suivant le fil conducteur de la régulation de ces fonctions.

CROISSANCE

La maîtrise de la croissance est le grand problème qui se pose à tous les éleveurs. Bien décrite chez de nombreuses espèces de mollusques, la croissance rétrospective a pu être quantifiée et modélisée. De multiples observations dans le milieu et des expérimentations ont permis une approche globale de l'incidence des facteurs du milieu. Ce n'est que récemment que l'analyse des facteurs internes responsables de la croissance a pu être entreprise sur deux espèces, la limnée et la moule.

Des expériences d'ablation et de réimplantation (Lubet, 1971) des ganglions cérébroïdes pratiquées chez *Crepidula fornicata* (Linné, 1758) avaient montré l'existence probable d'un contrôle endocrinien de la croissance somatique. D'autres travaux ont confirmé ces résultats chez les gastéropodes (Geraerts, 1976 ; Wijdenes et Runham, 1977 ; Le Gall, 1980). Le modèle le plus connu est celui de la limnée *Lymnaea stagnalis* (Linné, 1758). Une hormone de croissance est produite par des cellules neurosécrétrices des ganglions cérébroïdes, les *light green cells* (Geraerts, 1976). Ces cellules stimulent la croisance de tous les tissus et de la coquille ; elles interviennent dans de nombreux processus physiologiques comme la formation de periostracum, l'incorporation du calcium dans la trame protéique de la coquille, l'activation de l'ornitine décarboxylase, la dégradation du glycogène. Les produits de neurosécrétion sont libérés dans l'hémolymphe au niveau d'un organe neurohémal, les *median lip nerves* où leur concentration est importante. Une telle structure n'existe pas chez les bivalves.

Ebberink et Joosse (1985) ont essayé de caractériser et de purifier les molécules responsables de ces actions. Ils ont pu extraire des glanglions cérébroïdes, un peptide actif dont la masse moléculaire apparente est de l'ordre de 1000 Da, mais son hydrophilicité rend malaisée sa purification par HPLC. Les méthodes de la génétique moléculaire ont permis à Smit *et al.* (1988) d'isoler les ADN complémentaires des *light green cells* et d'identifier les gênes codant pour les précurseurs de molécules apparentées aux insulines, les MIP (molluscan insulin related peptides). L'un de ces MIP a pu être purifié par HPLC à partir d'un extrait de *median lip nerves* (Li *et al.*, 1992) et sa séquence déterminée. Il possède une structure tertiaire qui les apparente aux insulines : 2 chaînes A et B reliées par 2 ponts disulfures entre des résidus de cystéine ; toutefois leur séquence en acides aminés est relativement éloignée de celle de l'insuline de mammifères (40 % d'homologie pour la chaine A et 15 % pour la chaine B). Jusqu'ici, on ne possède pratiquement pas d'informations sur les effets biologiques des MIP ; ils activeraient la croissance de neurites en culture de neurones dissociées (Kits *et al.*, 1990).

Chez les bivalves, Toullec *et al.* (1988) ont montré, à partir d'extraits de ganglions cérébroïdes de moules *Mytilus edulis* (Linné, 1758), l'existence d'un facteur endocrinien responsable de la croissance. Ces extraits ont été testés sur des cellules cibles (cellules dissociées du bord du manteau) en mettant en oeuvre des bioessais (incorporation de ^{3}H thymidine ou de ^{3}H alanine). Il s'agit aussi d'un peptide de faible masse moléculaire, comprise entre 1 000 et 2 000 Da, mais sa purification par HPLC rencontre les mêmes difficultés que pour la limnée (hydrophilicité). Les extraits de cerveau de moule agissent également de façon positive sur les cellules cibles d'autres espèces (huître creuse, palourde), l'effet le plus important étant obtenu avec la coquille St-Jacques. Les recherches se poursuivent actuellement dans les domaines complémentaires suivants : l'application de techniques de l'immunocytochimie a mis en évidence, dans les ganglions cérébroïdes de moule, des cellules neurosécrétrices fixant les anti-corps anti-insuline de vertébrés ou de mollusques (MIP-limnée, anodonte). Ces cellules forment deux groupes distincts appartenant respectivement aux types de C.N.S. A_1 et A_2 décrits par Illanes et Lubet (1980).

Des hybridomes réalisés à partir d'extraits de ganglions cérébroïdes de moule ont permis d'obtenir des anticorps monoclonaux et de sélectionner l'un d'entre eux (AC_{46}). Ce dernier inhibe les

extraits de ganglions cérébroïdes activant *in vitro* la synthèse protéique. Il se fixe également sur les cellules neurosécrétrices retenant les anticorps anti-insuline. Cet anti-corps a permis de mettre au point, par chromatographie d'immuno-affinité, l'isolement de MIP à partir d'extraits de cerveau. Le séquençage partiel de ces molécules permettra de réaliser une sonde oligonucleotidique autologue. Il sera alors possible de cribler une banque de cDNA, actuellement constituée à partir des mRNA des ganglions cérebroïdes de la moule.

NUTRITION

La croissance ne peut se réaliser sans une bonne nutrition. Aussi, beaucoup de travaux récents ont porté sur l'alimentation au niveau qualitatif et quantitatif, en particulier pour les larves élevées en écloserie. Bien des recettes ont été données qui relèvent quelquefois de l'empirisme, dans le cas des mollusques filtreurs. Enfin, on est encore loin de maîtriser la production commerciale de naissain de certaines espèces d'intérêt économique.

Nous nous intéresserons ici à un domaine entièrement nouveau, celui des régulations intervenant dans la digestion. De nombreux travaux d'anatomie et de cytologie ainsi que la détection des enzymes, le plus souvent par l'histochimie, ont permis de comprendre les séquences et les modalités du transit et de la dégradation des aliments. Toutefois, aucune recherche n'avait abordé l'étude des facteurs internes, nerveux ou neuroendocriniens, responsables du contrôle de la digestion chez les mollusques.

Dans le cadre d'un contrat associant des biologistes de l'IFREMER, du Collège de France et de plusieurs Universités (Brest, Caen, Marseille), cette recherche a pu être entreprise sur la coquille St-Jacques *Pecten maximus* (Linné, 1758). Parmi les 16 enzymes détectées dans la glande digestive et l'estomac, l'amylase a été retenue pour un travail expérimental du fait de sa large répartition histochimique et de sa forte activité qui varie au cours du cycle digestif. L'amylase de *P. maximus* a pu être isolée et purifiée ce qui a permis d'identifier par détection immuno-cytochimique les cellules responsables de la sécrétion d'amylase dans la glande digestive et l'estomac (Henry *et al.*, 1993).

Ces cellules sont localisées et ont fait l'objet d'études ultrastructurales : il a été possible de suivre, pour la première fois chez un mollusque, la synthèse et la sécrétion d'une enzyme digestive (Benlimane, 1993 ; Henry *et al.*, 1993). Leur grande abondance dans l'aire stomacale de tri a permis de les dissocier par voie enzymatique, puis de les utiliser comme cibles pour tester l'action de substances susceptibles d'intervenir dans la régulation de leur sécrétion (Giard, 1993).

Parmi ces dernières, des neurotransmetteurs (Greenwood et Davison, 1987) et des facteurs neuroendocriniens (Gardner et Jensen, 1983) synchronisent et régulent chez les vertébrés, les deux types d'activités assurant la digestion : la sécrétion des enzymes et l'activité motrice du tractus digestif.

Chez la coquille St-Jacques, des prolongements axomiques innervent la glande digestive et l'estomac. Des synapses existent au contact des cellules sécrétant l'amylase ; enfin une immunoréactivité vis à vis du FMRFa (Phe - Met - Arg - Phe - amide) et d'enképhalines a été mise en évidence (Benlimane, 1993, Henry *et al.* 1993). Les variations de la sécrétion d'amylase ont été quantifiées grâce à la mise au point d'un bioessai utilisant les cellules cibles. Il a été possible d'étudier l'incidence de neuropeptides et de neurotransmetteurs monaminés (Giard, 1993). La validation du bioessai a été réalisée en induisant une sécrétion d'amylase par des analogues du cAMP, du cGMP et par le Ca^{2+} ionophore.

Chez les vertébrés, l'acétylcholine, la dopamine et la sérotonine modulent la sécrétion des enzymes digestives (Greenwood et Davison, 1987). Les résultats obtenus avec *P. maximus* montrent effectivement une augmentation de 20 % de la sécrétion amylasique avec le carbachol (analogue non dégradable de l'acétylcholine) et de 15 % avec la dopamine (10^{-3} M, 30 min.), la sérotonine n'ayant aucun effet.

La FMRFamide active également la sécrétion de l'amylase (de 20 % - 10^{-6}, 30 min). ainsi que la FLRFamide. Enfin, il existe une liaison spécifique déplaçable du FMRFa aux membranes cellulaires de la glande digestive et de l'estomac (Giard, 1993).

La FMRFamide isolée à partir des ganglions du bivalve *Macrocallista nimbosa* (Lightfoot, 1786) par Price et Greenberg (1977, 1989) appartient à une famille de neuropeptides identifiée chez les Mollusques (Price *et al.*, 1987) et dans tous les phylums (Walker, 1992). Des recherches expérimentales ont permis chez les bivalves de montrer son rôle cardio-accélérateur mais aussi son action myotrope provoquant la contraction du rectum de *Macrocallista* (Doble et Greenberg, 1982). Il semble probable que ces neuropeptides interviennent au niveau de la régulation de l'activité motrice du tractus digestif.

RÉSERVES ET METABOLISME

De très nombreux travaux ont été consacrés à l'identification des voies métaboliques et les aspects bioénergétiques viennent de faire récemment l'objet d'une excellente synthèse (Lucas, 1993). L'étude des bilans énergétiques permet de mieux appréhender les stratégies adaptatives assurant les équilibres démographiques. Dans le domaine des applications pratiques, ces recherches peuvent répondre aux problèmes posés par les gestion des stocks (Faveris et Lubet, 1991) ou à ceux concernant la capacité de production des bassins conchylicoles (Héral *et al.*, 1987).

L'étude des besoins énergétiques couvrant les différentes fonctions physiologiques montre une compétition fréquente entre la croissance et la reproduction, qui devient sévère lorsque ces deux activités se déroulent simultanément. L'existence de réserves permet de régulariser la répartition de l'énergie.

Tissus de réserve

La nature et l'évolution des tissus de réserve, comme celle des produits libérés varie beaucoup et conditionne les stratégies démographiques (revue *in* Mathieu et Lubet, 1993).

Les tissus de réserve peuvent être constitués par des *cellules spécialisées* .

Chez les Mytilidés (*Mytilus edulis*), il existe des cellules adipo-granuleuses et des cellules vésiculeuses (ou C. à glycogène) qui libèrent progressivement des métabolites au cours du cycle sexuel annuel. L'accumulation des réserves se fait au printemps et en été. Elle coïncide avec l'arrêt de la reproduction sauf dans des zones où la nourriture est très abondante (Galice) et où les températures estivales n'arrêtent pas les gamétogénèses. En général croissance et reproduction ne sont pas compétitives.

Les Ostréidés ne renferment que des cellules à glycogène formant un tissu particulièrement développé chez *Crassostrea* ou *Saccostrea*. Si les réserves en glycogène sont suffisamment abondantes, il n'existe pas de compétition grave entre croissance et reproduction bien que le cycle sexuel annuel se déroule pendant la période de croissance printannière. D'où l'importance d'une bonne nutrition et de l'estimation des capacités de production des bassins conchylicoles.

Un comportement similaire a été noté chez certains gastéropodes (*Crepidula fornicata*) et le pulmoné d'eau douce *Lymnaea stagnalis* (Hemminga *et al.*, 1985).

Des *tissus non spécialisés* peuvent accumuler des réserves chez les bivalves. Chez *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850)(palourde japonaise), Mehdioub et Lubet (1988) ont montré que des cellules à glycogène, intra-gonadique, libéraient des métabolites au début des gamétogénèses. Mais l'essentiel de l'effort de reproduction qui se produit au moment de la croissance est soutenu par la lyse de cellules musculaires des parois du corps et peut être aussi par des substances provenant des muscles adducteurs (Beninger, 1982).

Le gros muscle adducteur des Pectinidés (revue *in* Mathieu et Lubet, 1993) semble également jouer un important rôle de réserve et libère des acides aminés, des acides gras et du glucose soutenant

l'effort de reproduction (Besnard, 1991 ; Faveris et Lubet, 1991), les images ultrastructurales montrant le même processus de lyse que chez la palourde.

Enfin, O'Dor et Wells (1976) ont établi que les muscles du manteau des Céphalopodes libéraient des acides aminés pendant la période de reproduction.

Régulations

L'étude des régulations concernant la synthèse ou la dégradation des réserves est très récente. Elle ne concerne que le glycogène et n'a été entreprise que sur deux modèles, la limnée et la moule.

La limnée possède de très nombreuses cellules vésiculeuses (cellules à glycogène) dans le manteau. Comme chez tous les mollusques étudiés, il n'existe pas de régulation de la glycémie, la concentration du glucose circulant variant en fonction de la prise de nourriture et restant en général inférieure à 50 mg par ml soit 20 fois plus faible que chez les mammifères.

L'augmentation de la concentration du glucose sanguin déclenche l'activation de la glycogène synthétase, la pénétration du glucose dans la cellule permettant la synthèse de l'U.D.P.G. puis du glycogène. La libération du glucose, à partir du glycogène dépendrait d'une neurohormone, sécrétée par les glanglions cérébroïdes, mais des substances de type insulinique pourraient aussi intervenir (Hemminga *et al.*, 1985).

Chez la moule, le même mécanisme a été retrouvé (Gabbott et Whittle, 1986 ; Lenoir, 1989). Ces auteurs ont montré que la pénétration du glucose dans les cellules vésiculeuses pouvait se faire par diffusion mais aussi grâce à un transport facilité, ATP dépendant et au km élevé ce qui signifie qu'il est susceptible de répondre à de brusques augmentations de la concentration en glucose. La comparaison des cinétiques *in vitro* et *in vivo* a permis de mettre en évidence l'existence d'un facteur endocrinien favorisant le transfert facilité, donc la synthèse du glycogène. Lenoir (1989) a montré qu'il est issu des ganglions cérébroïdes, de nature peptidique et d'un PM de l'ordre de 1,5 à 2 Kda. L'augmentation de la concentration du glucose circulant et sa pénétration accrue dans la cellule provoque l'activation de la glycogène synthétase par passage de la forme inactive phosphorylée D à celle active non phosphorylée I (Gabbott et Whittle, 1986). La dégradation du glycogène et la libération de glucose est aussi sous la dépendance d'un facteur libéré par les ganglions cérébroïdes, de nature peptidique et de PM situé entre 20 et 30 Kda (Lenoir, 1989).

REPRODUCTION

Les recherches sur les cycles de reproduction soutenant les stratégies démographiques des espèces marines d'intérêt commercial sont très nombreuses. Elles ont reçu des applications pratiques importantes au niveau de la gestion des stocks, en particulier pour les coquilles St-Jacques, les praires, les moules...

L'analyse des mécanismes cytologiques et biochimiques de la reproduction a déjà permis la maîtrise de la production *ex ovo* de certaines espèces en écloseries comme la réalisation de manipulations génétiques.

Toutefois, l'analyse des régulations intervenant dans les mécanismes physiologiques de la reproduction des mollusques marins reste encore très fragmentaire alors qu'elle connait de beaux développements pour les gastéropodes pulmonés (Rev *in* Joosse, 1988). Des recherches récentes portent essentiellement sur trois modèles : la moule, la crépidule et la seiche.

Bivalves (Mytilus)

Le cycle de reproduction de *Mytilus edulis* est bien connu dans son aire de répartition (revue *in* Lubet, 1986). Nous avions pu montrer par des techniques de cultures d'organes (Mathieu et Lubet, 1982) que la multiplication des cellules germinales, comme l'ovogénèse et la spermatogénèse, étaient sous la dépendance de facteurs endocriniens, issus des ganglions cérébroïdes et présents dans l'hémolymphe. La mise au point par Mathieu *et al.* (1982) d'un bioessai (test de l'aspartate

transcarbamylase -ATCase- enzyme clef de la synthèse des bases pyrimidiques) a permis d'isoler par HPLC, à partir d'extraits ganglionnaires, trois fractions actives de nature peptidique et d'un PM voisin de 5Kda. L'activité de l'ACTase ou l'incorporation de ^3H thymidine est particulièrement importante au moment de la réinitiation du cycle sexuel annuel et de la restauration des gonades.

A l'opposé, un facteur antimitotique est présent dans le manteau (PM 2 à 3 Kda) ; il serait antagoniste du précédent (Coustau *et al.*, 1993). Enfin, une forte activité adénylcyclasique C^{2+} dépendante existe dans le manteau Mancebo *et al.* (1992).

Des travaux déjà anciens avaient permis de démontrer la présence des enzymes de la stéroïdogénèse (de Longcamp *et al.*, 1974). Reis-Henriques et Coimbra (1990), Reis-Henriques *et al.* (1990) ont effectivement trouvé des stéroïdes parmi lesquels la progestérone présente des variations significatives au cours du cycle sexuel annuel mais les cellules stéroïdogènes n'ont pû être localisées jusqu'ici, ni la ou les protéines de transport identifiés dans l'hémolymphe. Des expériences encore inédites réalisées dans notre laboratoire ont montré *in vitro* que la progestérone et le 17 ß oestradiol (E_2) exercent une action mitogène sur des cultures de gonades provoquant une forte multiplication des spermatogonies comme des ovogonies. La spermatogénèse s'effectue intégralement *in vitro* en l'absence des ganglions cérébroïdes, de façon identique à celle observée *in vivo*, lorsque le milieu de culture renferme du E_2 (benzoate d'oestradiol).

La régulation de l'ovogénèse est mal connue. On sait seulement (Lubet *et al.*, 1986) que les ganglions cérébroïdes interviennent *in vitro* pour maintenir la vitellogénèse. La présence de vitellogénine est probable (Couturier, 1993) mais on ignore encore leur lieu de synthèse. *In vitro*, l'adjonction de stéroïdes à des cultures de gonades isolées conduit toujours à la lyse des ovocytes, avec des images cytologiques rappelant l'atrésie ovocytaire observée *in vivo* .

La maturation des ovocytes a fait l'objet de nombreux travaux, en particulier par Sato *et al.* (1985), Hirai *et al.* (1988). Ces auteurs ont montré que la réinitiation de la méiose dépendait d'un facteur présent dans l'hémolymphe qui s'est révélé être la sérotonine (Kadai et Koide, 1989). Les prostaglandines, présentes chez les bivalves (Osada *et al.*, 1989) pourraient agir en synergie pour faciliter l'expulsion des gamètes. Morse *et al.* (1977) avaient remarqué que le traitement par les U.V. de l'eau alimentant les géniteurs provoquait la ponte, procédé utilisé dans les écloseries. La formation de H_2O_2, permet l'induction de l'action des endoperoxydases responsables de la synthèse des prostaglandines.

Une application importante des connaissances sur la cytologie de la maturation et de la fécondation a été *l'obtention de triploïdes* chez des bivalves et l'ormeau.

Pendant la vitellogénèse, l'ovocyte des bivalves est bloqué en prophase de la première mitose de la méiose. Pour obtenir des triploïdes il faut empêcher l'expulsion soit du premier, soit du second globule, pour produire un ovocyte à 2n chromosomes qui, par fécondation, donnera un germe à 3 n.

Actuellement, on essaie d'agir avant l'expulsion du 1er globule polaire afin de garder une plus forte hétérozygotie, donc des avantages génétiques certains. Pour des raisons pratiques, le second globule polaire est plus facile à bloquer. Trois types de méthodes ont été mises en oeuvre (revue *in* Lubet, 1991) : chocs thermiques, augmentation de pression ou agents chimiques agissant au niveau du cytosquelette ; seuls ces derniers se sont révélés utilisables dans les écloseries. Des triploïdes ont été obtenus à partir des différences espèces commerciales de bivalves et des ormeaux. Les avantages des triploïdes sont évidents. Les animaux sont stériles et l'énergie nécessaire à l'effort de reproduction est alors utilisée pour la croissance : le poids de chair augmente (huîtres) ou celui du muscle adducteur (Pectinidés).

Gastéropodes (Crepidula)

Crepidula fornicata, hermaphrodite protandre associé en chaînes, a constitué un excellent modèle pour l'approche expérimentale de l'étude de la différenciation du sexe et des tractus génitaux.

La masculinisation de la gonade indifférenciée de *Calyptraea* et de *Crepidula* a été obtenue *in vitro* ; elle dépend de facteurs sécrétés par les ganglions cérébroïdes alors que les gonades témoin, cultivées en milieu anhormonal, se féminisent (Streiff, 1966, 1967). Des expériences d'ablation ou de réimplantation ont montré que le cerveau est indispensable à la multiplication des gonies et au déroulement normal des gamétogénèses (Lubet *et al.*, 1973). Les extraits de cerveau augmentent de façon significative l'activité de l'ACTase dans des cultures de gonades mâles de *Crepidula* (Lengronne, 1986).

La réalisation du tractus génital externe mâle, penis et gouttière déférente, dépend de facteurs endocriniens issus des ganglions pédieux agissant sur la différenciation d'un territoire morphogénétique situé à la base du tentacule droit. L'activité des ganglions pédieux est elle-même contrôlée par les ganglions cérébro-pleuraux qui la stimulent chez le mâle puis l'inhibent au moment de l'inversion sexuelle et chez la femelle (Le Gall, 1978).

La régression du penis et du tractus génital mâle, pendant le changement de sexe, dépend d'un facteur endocrinien de dédifférenciateur issu de la jonction cérébro-pleurale et des ganglions pleuraux (Le Gall et Streiff, 1975 ; Féral, 1978 ; Le Gall, 1981). Ces auteurs ont montré que ce modèle s'applique aussi bien aux prosobranches hermaphrodites qu'aux gonochoriques (*Littorina, Buccinum, Vivipara, Ocenebra*).

Le tri-butyl étain (TBT), polluant provenant des peintures anti-fouling, perturbe gravement la différenciation de l'appareil génital des prosobranches. Ces dérèglements appelés "imposex" (Smith, 1971) ou pseudohermaphrodisme (Jenner, 1979) entrainent le développement d'un penis et ou d'un *vas deferens* chez les femelles. Plus de 70 espèces de prosobranches marins présentent ces altérations (Fioroni *et al.*, 1991) qui sont particulièrement fréquentes dans les baies où sont concentrées d'intenses activités portuaires (Bretagne, Normandie). La masculinisation des femelles et leur stérilité entraîne le changement de la sex-ratio et le déclin ou même la disparition à brève échéance de populations d'espèces très sensibles au TBT comme *Ocinebrina aciculata* (Lamarck, 1822) (Oehlmann *et al.*, 1993).

En élevant des femelles normales de *Nucella lapillus* (Linné, 1758) et de *Nassarius reticulatus* (Linné, 1758) dans de l'eau de mer polluée, Féral (1982) a obtenu l'apparition du penis. Des recherches expérimentales entreprises par cet auteur ont permis de montrer que *in vitro*, l'eau de mer polluée provoque au niveau des ganglions cérébro-pleuraux des femelles, la stimulation des ganglions pédieux qui libèrent le facteur morphogénétique du penis, alors que ces ganglions sont inactifs chez la femelle non soumise au polluant.

Les étapes de l'évolution de l'imposex ont été bien définies par Stroben *et al.* (1992) chez ces mêmes espèces. Il a été montré que le taux de testostérone dans le tissu s'accroit au cours de la masculinisation, comparé à celui des femelles normales.

Il existe une corrélation significative entre le degré d'exposition au TBT et le contenu des tissus en testostérone, ce stéroïde induisant l'imposex en l'absence du TBT (Spooner *et al.* 1991 ; Oehlmann *et al.* 1993). Les femelles exposés simultanément à de fortes doses de TBT et à un anti-androgène (acétate de cyproteron) ne présentent pas d'imposex. Enfin, un inhibiteur de l'aromatase permettant de convertir les androgènes et oestrogènes, administré à des femelles normales, provoque le même effet que l'exposition de ces animaux au TBT (imposex).

En conclusion, compte tenu des données expérimentales concernant l'apparition du penis et de la gouttière déférente chez les gastéropodes prosobranches, il serait tentant de penser que un ou des facteurs endocriniens issus du cerveau et présents dans l'hémolymphe contrôleraient la stéroïdogénèse. La perturbation par le TBT de ces neurosécrétions entrainerait celle de la synthèse des stéroïdes, peut être par un déficit d'une aromatase de type MFO (multifonctional oxygenases system, Kirchin *et al.* 1988). Rappelons que De Jong-Brink *et al.*, 1981) a montré que les cellules "sertoliennes" de la limnée sécrétaient des substances de nature stéroïdienne. Le cerveau exercerait un contrôle sur ces cellules. Enfin, chez les pulmones terrestres, des stéroïdes stimuleraient la différenciation, la croissance et la différenciation des organes sexuels accessoires (Takeda, 1985).

Céphalopodes (Sepia officinalis)

A la suite des recherches de Wells et Wells (1959, 1972) effectuées *in vivo* sur *Octopus* puis de l'analyse expérimentale *in vitro* réalisée par Richard (1971) sur *Sepia*, il est admis que la glande optique exerce une action gonadotrope en stimulant la maturité génitale, la vitellogénèse et la ponte (revue *in* Joosse, 1988). Le cerveau modulerait l'activité de la glande optique. Celle-ci serait inhibée par la lumière alors que l'obscurité lèverait cette inhibition, des neurotransmetteurs cervicaux étant ainsi impliqués dans le contrôle de la glande. Mais il existe aussi des centres neurosécréteurs présents dans le cerveau des Octopidés ; leur activité a été mise en relation avec la maturation sexuelle (Laubier-Bonnichon, 1971).

Ce modèle vient de s'enrichir de données nouvelles grâce aux travaux de chercheurs de notre équipe sur *Sepia*.

Koueta (1990), Koueta *et al.* (1992), utilisant les bioessais de l'ATCase et de la ^{3}H thymidine ont testé l'effet mitogène d'extraits de la glande optique sur des cellules dissociées de *Sepia* : cellules germinales mâles, cellules folliculaires, cellules des glandes annexes de l'appareil génital femelle. Le *facteur mitogène* contrôle bien les multiplications goniales et folliculaires comme celles des cellules des glandes annexes. Cette activité des glandes optiques, comme l'évolution cytologique des cellules principales de la glande, sont en concordance avec la maturation génitale des seiches des côtes normandes.

Le *facteur mitogène* retrouvé dans l'hémolymphe serait un peptide de poids moléculaire compris entre 4 et 5 Kda.

La régulation de la vitellogénèse vient de faire l'objet d'un travail exhaustif de Henry (1993). Celle-ci est à la fois sous la dépendance du système nerveux central par des polypeptides activant les synthèses protéiques et de la glande optique qui secrète une gonadotrophine, distincte du facteur mitogène. La nature de cette gonadotrophine est mal connue ; elle agit sur la synthèse du vitellus. Un facteur inhibant les synthèses protéiques (ISP) a été mis en évidence. Il est issu des glandes optiques et serait sans effet sur les gonades, en présence de gonadotrophine, mais agirait sur les tissus somatiques en bloquant la croissance.

L'accélération de la vitellogénèse, après la période de migration vers la côte provoque un détournement du métabolisme pour couvrir l'effort de reproduction, si sévère que l'animal doit puiser dans ses réserves (glande digestive et même muscles), ce qui entraîne sa mort. Nous avons là une belle illustration de la compétition énergétique, évoquée ici-dessus, entre croissance et reproduction.

Henry (1993) a aussi commencé l'étude de la régulation de l'activité des glandes nidamentaires principales. La synthèse du matériel polysaccharidique capsulaire est contrôlée par des facteurs peptidiques issus du système nerveux central et par un stéroïde (progestérone-like) libéré par les follicules en vitellogénèse. Ce stéroïde permettrait d'assurer le synchronisme de l'activité des glandes nidamentaires principales et de l'ovaire. On savait déjà qu'il existait des stéroïdes chez les Céphalopodes (Carreau et Drosdowsky, 1977 ; Blanchier, 1981).

Ces nouvelles données permettent de mieux intégrer les Céphalopodes dans l'ensemble des résultats acquis dans le domaine de la régulation de la reproduction chez les mollusques.

BIBLIOGRAPHIE

Beninger P.G., 1982. Etude comparée de deux populations de bivalves : *Ruditapes decussatus* (Linné) et *Ruditapes philippinarum* (Adams and Reeve). *Thèse 3ème cycle, Océanographie, Université de Bretagne Occidentale* : 1-181.

Benlimane N., 1993 L'estomac de la Coquille St-Jacques *Pecten maximus* (L.) : caractérisations morphologiques, ultrastructurales, histochimiques et immunocyto-chimiques. *Thèse Doctorat Université de Marseille* : 1-152

Besnard J.Y., 1991. Seasonal variations in lipids and fatty acids of the female gonad of the scallop *Pecten maximus* (Linnaeus 1768) in the bay of Seine (French Channel). *World Aquaculture Workshops (World Aquaculture Society)*, **1** : 74-86.

Blanchier B., 1981. Etude des lipides totaux et des stéroïdes dans la glande digestive et la gonade chez la seiche, *Sepia officinalis* L. (Mollusque Céphalopode). *Thèse 3ème cycle, Université de Caen* : 1-129.

Carreau S. & Drosdowsky M., 1977. The in vitro biosynthesis of steroïds by the gonad of the cuttlefish (*Sepia officinalis* L.). *General and Comparative Endocrinology*, **33** : 554-565.

Coustau C., Robbins I., Delay B., Renaud F. & Mathieu M., 1993. The parasitic castration of the mussel *Mytilus edulis* by the trematode parasite *Prosorhynchus squamatus* specificity and partial characterization of endogenous and parasite induced activities. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **104** (2) : 229-233.

Couturier C., 1993. Ovarian peptide patterns in sea scallops, *Placopecten magellanicus*. *I International Pectinid Workshop* (April 1993, Nanaimo, Canada) (short abstract).

De Jong-Brink M., Schot L.P.C., Schoenmaker H.J.N. & Bergamin-Sassen M.J.M., 1981. A biochemical and quantitative electron microscope study on steroïdogenesis in ovotestis and digestive gland of the pulmonate snail *Lymnaea stagnalis*. *General and Comparative Endocrinology*, **45** : 30-38.

De Longcamp D., Lubet P. & Drosdowsky M., 1974. The in vitro biosynthesis of steroïds by the gonad of the mussel, *Mytilus edulis* L. *General and Comparative Endocrinology*, **22** : 116-127.

Doble K.E. & Greenberg M.J., 1982. The clam rectum is sensitive to FMRFamide, the enkephalins and their common analogs. *Neuropeptids*, **2** : 157-167.

Ebberink R.H.M. & Joosse J., 1985. Molecular properties of various peptides from brain and gut. *Peptides*, **6** (supplément) : 451-457

Faveris R. & Lubet P., 1991. Energetic requirements of the reproductive cycle in the scallop *Pecten maximus* (Linnaeus 1758) in the bay of Seine (French Channel). *World Aquaculture Workshops (World Aquaculture Society)*, **1** : 67-73.

Féral C., 1978. Présence des facteurs morphogénétique et dédifférenciateur du penis chez un mollusque prosobranche gonochorique *Ocenebra erinacea* (L.). *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **287** : 331-334.

Féral C., 1982. Etude expérimentale des mécanismes assurant l'apparition, le maintien et le cycle d'un tractus génital mâle externe chez les femelles de *Nucella lapillus*, *Nassarius reticulatus* et *Ocenebra erinacea*, Mollusques néogastéropodes gonochoriques. *Thèse Doctorat d'Etat, Université de Caen* : 1-183.

Fioroni P., Oehlmann J. & Stroben E., 1991. The pseudohermaphroditism of prosobranchs ; morphological aspects. *Zoologischer Anzeiger*, **226** : 1-26.

Gabbott P.A. & Whittle M.A., 1986. Glycogen synthase in the sea mussel *Mytilus edulis* L. II : seasonal changes in glycogen content and glycogen synthase activity in the mantle tissue. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **83B** : 197-207.

Gardner J.D. & Jensen R.T., 1983. Gastrointestinal peptides : the basis of action at cellular level. *In* Recent progress in hormone research. Academic Press. London, **39** : 211-226.

Geraerts W.P.M., 1976. Control of growth by the neurosecretory hormone of thelight green cells in the freswater snail *Lymnaea stagnalis*. *General and Comparative Endocrinology*, **29** : 61-71.

Greenwood B. & Davidson J.S., 1987. The relationship between gastrointestinal mobility and secretion. *American Journal of Physiology*, **252** : 41-47.

Giard W., 1993. Etude expérimentale de la régulation de la sécrétion d' α-amylases chez la coquille St-Jacques. Université de Rennes I, mémoire D.E.A. p. 1-30.

Hemminga M.A., Maaskant J.J., Jager J.C. & Joosse J., 1985. Glycogen metabolism in isolated glycogen cells of the freshwater snail *Lymnaea stagnalis*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **82 A** : 239-246.

Henry J., 1993. Etude de la fécondité des femelles de *Sepia officinalis* L. (Mollusque Céphalopode) : caractérisation et purification des facteurs impliqués dans le contrôle de la vitellogénèse et de la ponte. *Thèse Doctorat, Université de Caen* : 1-97

Henry N., Benlimane N., Baki C.A., Jule Y., Herbrecht F. & Mathieu M., 1993. The amylase secreting cells of the stomach of the scallop, *Pecten maximus* (L.) : Ultrastructural, immunohistochemical and immunocytochemical characterizations. *Tissue and Cell* (In press).

Héral M., Deslous-Paoli J.M., Prou J. & Razet D., 1987. Relation entre la nourriture disponible et la production de mollusques en milieu estuarien: variabilité temporelle de la colonne d'eau. *Haliotis* **16** : 149-158.

Hirai S., Kishimoto T., Koide S. & Kanatani H., 1988. Inducing of spawning and oocyte maturation by 5-hydroxytryptamine in the surf clam. *Journal of Experimental Zoology*, **245** : 318-329.

Illanes J. & Lubet P., 1980. Etude de l'activité neurosécrétrice au cours du cycleannuel de la moule (*Mytilus edulis* L.). *Bulletin de la Société Zoologique de France*, **105** : 141-145.

Jenner M.G., 1979. Pseudo hermaphroditism in *Ilyanassa obsoleta* (Mollusca Neogastropode). *Science*, **205** : 1407-1409.

Joosse J., 1988. The hormones of Molluscs. *In:* Endocrinology of selected Invertebrates : 89-140. Alan R. Liss Inc.

Kadai A.L. & Koide S.S., 1989. Caracterisation of a factor with oocyte maturation inducing activity in *Spisula*. *Biological Bulletin*, Woods Hole, **176** : 8-13.

Kirchin M.A., Wiseman A. & Livingstone D.R., 1988. Studies on the mixed function oxygenase system of the marine bivalve *Mytilus edulis*. *Marine Environmental Research*, **24** : 117-118.

Kits K.S., Devries N.J. & Ebberink R.H.M., 1990. Molluscan insulin related neuropeptide promotes neurite out growth in dissociated neuronal cellcultures. *Neurosciences Letter*, **109** (3) : 253-258

Koueta N., 1990. Etude expérimentale du contrôle endocrine de la maturation génitale chez la seiche, *Sepia officinalis* L. (Mollusque Céphalopode). *Thèse Doctorat d'Etat, Université de Caen*: 1-280.

Koueta N, Robbins I. & Boucaud-Camou E., 1992. Partial characterization of a gonadotropic mitogenic factor from the optic gland and hemolymph of the cuttlefish *Sepia officinalis* L. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **102 A** : 229-234.

Laubier-Bonnichon A., 1971. Sur la présence de cellules neurosécrétrices dans le lobe sub-pédonculé d'un Céphalopode *Pteroctopus tetracirrhus* - Relation avec la maturité sexuelle. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, sér. D.*, **271** : 2086-2088.

Le Gall P., 1980. Etude expérimentale de l'association en chaîne et de son influence sur la croissance et la sexualité chez la Crepidule (*Crepidula fornicata*), Mollusque mésogastéropode. *Thèse Doctorat Sciences Naturelles, Université de Caen* : 1-251.

Le Gall S., 1978. Contrôle du facteur pedieux morphogénétique par les ganglions cérébropleuraux chez *Crepidula fornicata* (Phil.) (Mollusque hermaphrodite protandre). *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **287** : 1305-1307.

Le Gall S., 1981. Etude expérimentale du facteur morphogénétique controlant la différenciation du tractus génital mâle externe chez *Crepidula fornicata* (L.) (Mollusque hermaphrodite protandre). *General and Comparative Endocrinology*, **43** : 51-62.

Le Gall S. & Streiff W., 1975. Protandric hermaphroditism in prosobranch gastropods *In:* Intersexuality in the Animal Kingdom (Reinboth R, Ed.) Berlin, Heidelberg, New-York- Springer-Verlag : 170-178.

Lengronne C., 1986. Etude du facteur neuroendocrinien mitogène responsable des multiplications cellulaires dans la gonade et la tentacule en régénération chez *Crepidula fornicata* L. (Mollusque mésogastéropode). *Thèse Doctorat, Université de Caen* : 1-125.

Lenoir F., 1989. Mise au point de techniques de dissociation, de purification et de cultures cellulaires chez la moule *Mytilus edulis* L. Applications à l'étude des régulations du métabolisme du glucose et du glycogène dans les cellules à glycogène (– cellules vésiculeuses).*Thèse Doctorat, Université de Caen* : 1-158.

Li K.W., Geraerts W.P.G., Ebberink R.H.M. & Joosse J., 1992. Purification and sequencing of molluscan insulin-related peptide I (MIP I) from the neuroendocrin light green cells of *Lymnea stagnalis*. *Molecular and Cellular Endocrinology*, **85** (1-2) : 141-150.

Lucas A., 1993. Bioénergétique des animaux aquatiques : 1-171. Masson, Paris.

Lubet P., 1971. Influence des ganglions cérébroïdes sur la croissance de *Crepidula fornicata* (Phil). Mollusque mésogastéropode.*Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **273** : 2309-2311

Lubet P., 1986. Reproductive strategies of marine bivalve mollusca. *In:* Advances in Invertebrate Reproduction (M. Porchet, J.C. Andries, A. Dhainaut Eds.). Elsevier Science Publish. 401-408.

Lubet P., 1991. Spécificités de la culture des mollusques. *In:* Bases Biologiques de l'Aquaculture (G. Barnabé, Coordonateur). Lavoisier Technique et Documentation, Paris: 100-210 .

Lubet P., Albertini L. & Robbins I., 1986. Recherches expérimentales au cours des cycles sexuels annuels sur l'action gonadotrope exercée par les ganglions cérébroïdes sur la gamétogénèse femelle de *Mytilus edulis* L. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences, Paris,* **303** : 575-580.

Lubet P., Streiff W., Silberzahn N., & Drosdowsky M., 1973. L'endocrinologie de la différenciation sexuelle chez les Mollusques Prosobranches. *Boletim de Zoologia e Biologia marinha,* Universidade de São Paulo, N. Ser. **30** : 821-841.

Mancebo M.J., Trevino M., Ferran E. & Espinosa J., 1992. Pattern of the mantle adenylate cyclase activity during the reproductive cycle of the female *Mytilus galloprovincialis. General and Comparative Endocrinology,* **86** (2) : 184-188.

Mathieu M., 1987. Etude expérimentale des contrôles exercés par les ganglions nerveux sur la gamétogénèse et les processus associés chez la moule *Mytilus edulis* (Moll. Lamellibranche). *Thèse Doctorat d'Etat, Sciences Naturelles, Université de Caen*: 1-205, 31 fig., 4 pl.

Mathieu M., Bergeron J.P. & Alayse-Danet A.M., 1982. L'aspartate trans-carbamylase, indice d'activité gamétogénétique chez la moule, *Mytilus edulis* L. *International Journal of Invertebrate Reproduction,* **5** : 337-343.

Mathieu M. & Lubet P., 1982. The action of internal factors on gametogenesis in Pelecypod Molluscs. *Malacologia,* **22** : 131-136.

Mathieu M. & Lubet P., 1993. Storage tissue metabolism and reproduction in marine bivalve a brief review.*Invertebrate Reproduction & Development,* **23** : 123-129.

Medhioub N. & Lubet P., 1988. Recherches cytologiques sur l'environnement cellulaire ("tissu de réserve") des gonades de la palourde (*Ruditapes philippinarum,* Adams and Reeve), Mollusque Bivalve. *Annales des Sciences Naturelles. Zoologie.* Paris, **9** : 87-102

Morse D.E., Hooker N., Dunkan H. & Jensen L., 1977. Hydrogen peroxyd induce spawning in molluscs, with activation of prostaglandine endo-peroxydase. *Science,* **196** : 293-300.

O'Dor R.K. & Wells M.J., 1976. Reproduction versus somatic growth : hormonal control in *Octopus vulgaris. Journal of Experimental Biology,* **77** : 15-31.

Oehlmann J., Stroben E., Bettin C., & Fioroni P., 1993. Hormonal disorders and tributylin induced imposex in marine snails. *Proceedings of the 27th European Marine Biology Symposium* (in press) .

Osada M., Nishikawa M. & Nomura T., 1989. Involment of prostaglandins in the spawning of the scallop *Patinopecten yessoensis. Comparative Biochemistry and Physiology,* **94** C(2) : 595-601.

Price D.A., Davies N.W., Doble K.E. & Greenberg M.J., 1987. The variety and distribution of FMRFa related peptides in molluscs. *Zoological Science,* **4** : 395-410.

Price D.A. & Greenberg M.J., 1977. Structure activity relations of the molluscan neuropeptide FMRFamide on some molluscan muscles. *Life Science,* **31** : 2471-2478.

Price D.A. & Greenberg M.J., 1989. The hunting of FaRPs : the distribution of FMRFamide related peptides. *Biological Bulletin,* Woods Hole, **177** : 198-205.

Reis-Henriques M.A. & Coimbra J., 1990. Variations in the level of progesterone in *Mytilus edulis* during the annual reproductive cycle. *Comparative Biochemistry and Physiology,* **95A** : 343-348.

Reis-Henriques M.A., Le Quellec D., Rémy Martin J.P. & Aldessi G.L., 1990. Studies on endogenous steroïds from the marine mollusc *Mytilus edulis* L., by gas chromatography and mass spectroscopy. *Comparative Biochemistry and Physiology,* **95 B** : 303-309.

Richard A., 1971. Contribution à l'étude expérimentale de la croissance et de la maturation sexuelle de *Sepia officinalis* L. (Moll. Céphalopodes). *Thèse Doctorat d'Etat, Sciences Naturelles, Université de Lille* : 1-264.

Sato E., Wood D., Sahni M. & Koides S., 1985. Meiotic arrest in oocytes regulated by a *Spisula* factor. *Biological Bulletin,* Woods Hole, **169** : 334-341.

Smit A.B., Vreugdenhil E., Ebberink J., Geraerts W.P.M., Klootwijk J, V & Joosse J., 1988. Growth controlling molluscan neurons produce the precursor of an insulin related peptide. *Nature*, **331** (6156) : 535-538.

Smith B.S., 1971. Sexuality in American mud-snail *Nassarius obsoletus* Say. *Proceedings of the Malacological Society of London* **39** : 377.

Spooner N., Gibbs P.E., Bryan G.W. & Goad L.J., 1991. The effect of tributyltin upon steroïds titres in the female dogwhelk *Nucella lapillus*, and the development of imposex. *Marine Environmental Research*, **32** : 37-49.

Streiff W., 1966. Autodifférenciation ovarienne chez un mollusque hermaphrodite protandre *Calyptraea sinensis* L. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **263** : 539-542.

Streiff W., 1967. Endocrinologie du déterminisme du cycle sexuel chez un mollusque hermaphrodite protandre *Calyptraea sinensis* L. *Annales d'Endocrinologie*, Paris, **23** : 641-656.

Stroben E., Oehlmann J. & Fioroni P., 1992. *Hinia reticulata* and *Nucella lapillus*. Comparison of two gastropods tributyltin bioindicators. *Marine Biology*, **114** : 289-296.

Takeda N., 1985. Hormonal control of reproduction in some terrestrial pulmonates. *In:* Current Trends in Comparative Endocrinology (Lofts B., Holmes N.W. Eds.). Hong-Kong University Press : 303-304.

Toullec J.Y., Lenoir F., van Wormhout A. & Mathieu M., 1988. Non specific growth factor from cerebral gangha of *Mytilus edulis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **119** : 11-117.

Walker R.J., 1992. Neuroactive peptides with an RFamide of F-amidecarboxyl terminal. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **102** (C) : 213-222

Wells M.J. & Wells J., 1959. Hormonal control of sexual maturity in *Octopus*. *Journal of Experimental Biology*, **36** : 1-33.

Wells M.J. & Wells J., 1972. Optic glands and the state of testis in *Octopus*. *Journal of Experimental Biology*, **62** : 579-588.

Wells M.J., O'Dor R.K. & Buckley S.K.L., 1975. An *in vitro* bioessay for a molluscan gonadotropin. *Journal of Experimental Biology*, **62** : 433-446.

Wijdenes J. & Runham N.W., 1977. Studies on the control of growth in *Agriolimax reticulatus* (Mollusca, Pulmonata). *General and Comparative Endocrinology*, **31** : 154-156.

Haliotis **23** : 15-31 (1994) Société Française de Malacologie

Ecologie des Neritidae et autres Gastéropodes intertidaux de l'île de Laing (Papouasie Nouvelle-Guinée)

Mathieu POULICEK [1], *Jean Claude BUSSERS* [1] *et Pierre VANDEWALLE* [2]

ABSTRACT

Ecology of the Neritidae and other intertidal gastropods on Laing Island (Papua New Guinea)

Laing Island is a shallow coral key with a narrow fringing reef and a largely open lagoon on its continental side, 2 miles away off the coast in Hansa bay (Bismarck Sea, Papua New Guinea). During the months October and November 1990 and 1992, we gathered lots of Neritid samples along the coasts of Laing, on the beach-rock and along the coasts of the continent in the vicinity in order to examine some aspects of their ecology compared to that of Littorinids and other gastropods.

The distribution of the 12 species found was mapped in detail. At this scale, the distribution of species is governed by hydrodynamic parameters and nature of the substrate. On the continent coast in Hansa bay, no *Nerita* was to be found. *Clithon corona* and *Neritina turrita* are very abundant in the mouths of the little rivers of the bay. A mathematical approach of the distribution of molluscs allowed us to define some "malacocenoses" limits.

The parallel distribution of Neritids and Littorinids led us to study the fine vertical zonation of both populations. Neritids appear restricted to the lowest level of the supralittoral fringe (0-30 cm above mean high tide level) and to intertidal stations whereas Littorinids more abundantly live in higher strata (40 to 100 cm above MHTL). Moreover the daily activity spectra of both populations appears complementary. This lead to reduce inter specific competition between both taxa and so to optimise the use of resources in this area of limited food.

RÉSUMÉ

Laing est une île corallienne basse bordée d'un récif frangeant étroit et d'un lagon largement ouvert du côté continent (mer de Bismarck, Papouasie Nouvelle-Guinée). En octobre-novembre 1990 et 1992, nous y avons collecté de nombreux échantillons de Neritidae afin d'étudier certains aspects de leur écologie par comparaison avec celle des Littorinidae et des autres gastéropodes des hauts niveaux.

La distribution des différentes espèces (12 espèces récoltées dont 3 très abondantes, *N. plicata*, *N. polita* et *N albicella*) a été cartographiée en détail. A cette échelle, la distribution des Neritidae est gouvernée par les paramètres hydrodynamiques locaux et la nature du substrat. Sur le continent proche, aucune *Nerita* n'a pu être récoltée. Par contre, *Clithon corona* et *Neritina turrita* abondent dans les estuaires des petites rivières qui se jettent en baie de Hansa. L'approche mathématique de la distribution des mollusques des hauts niveaux (matrices de distances et cladogrammes) a permis d'établir les limites des "malacocénoses" autour de l'île.

[1] Laboratoire d'Ecologie animale, Unité d'Ecologie marine, Institut de Zoologie, Université de Liège, 22, Quai Van Beneden, B-4020 Liège (Belgique).

[2] Laboratoire de Morphologie fonctionnelle, Institut de Zoologie, Université de Liège.

Le parallélisme de la distribution des Neritidae avec celle des Littorinidae nous a poussés à étudier la stratification verticale fine des populations de mollusques appartenant à ces deux familles. Les Neritidae apparaissent se cantonner aux niveaux les plus bas du supralittoral (0-30 cm au dessus de la marée haute moyenne) et au médiolittoral alors que les Littorinidae occupent les strates plus élevées du supralittoral (40 à 100 cm) par mer calme. Outre cette distribution disjointe des deux taxons, les spectres d'activité journalière des Neritidae et des Littorinidae sont inversés. Ceci concourt à réduire la compétition interspécifique entre ces deux groupes de gastéropodes et, ainsi, à optimiser l'utilisation des ressources alimentaires de cet espace limité.

INTRODUCTION

L'impact des Neritidae est très important pour l'écologie des estrans et du milieu supralittoral dans toute la ceinture tropicale. Leur mode d'alimentation régule la prolifération des algues benthiques et la production de pelotes fécales qui en résulte influence, dans une large mesure, les flux de nutrients des récifs (Hughes, 1971). Les nérites se partagent les ressources limitées des hauts niveaux avec les Littorinidae, dominant seules ces niches en milieu tempéré. Sur l'île de Laing, le beach rock et les troncs flottés ou dressés du supralittoral sont largement colonisés par ces deux types de gastéropodes, par ailleurs consommés par les populations locales. La coexistence de 12 espèces de Neritidae avec 4 espèces de Littorinidae sur un espace aussi réduit - et limité quant aux ressources disponibles pour des espèces à l'écologie, a priori très similaire - nous a incités à aborder l'étude de ces mollusques, du point de vue de leur distribution et de leur écologie, dans l'optique de mieux comprendre les modalités de réduction de la compétition interspécifique. Une telle étude a déjà été abordée, notamment à Aldabra (Chelazzi et Vannini, 1976, 1980) et à Motupore, sur les côtes sud de la Nouvelle Guinée (Morton et Burgin, 1986). Les petites dimensions de l'île et son confinement rendent la comparaison avec les résultats acquis par ailleurs intéressante.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

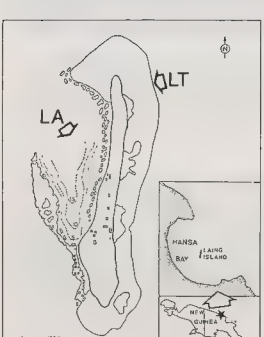


Figure 1. Localisation de l'île de Laing

Origine du matériel et description du site

Laing (Malagaza) est une île corallienne basse (0.5 m d'altitude), de petite taille (environ 800 m de long sur 50 à 150 m de large) et couverte de végétation moyennement dense.

Elle est bordée d'un récif frangeant bordant un platier étroit à l'est (plateau récifal de 50 à 100 mètres de large découvert à marée basse [LT]) et d'un lagon largement ouvert du côté continent [LA](Figure 1). Elle est située en baie de Hansa, à 3 km au large environ (mer de Bismarck, province de Madang, côtes nord de la Papouasie Nouvelle Guinée, 4°10' S ; 144°52'E).

Au début de la saison des pluies (octobre-décembre), les eaux côtières sont fortement influencées par les apports du fleuve Ramu drainés jusque Laing par les courants côtiers. En conséquence, les côtes de l'île sont envahies de bois flottés (troncs d'arbres, branches de diverses tailles, ...) qui constituent autant de substrats favorables pour les mollusques des hauts niveaux. En saison sèche, les courants s'inversent.

En octobre-novembre 1990 et 1992, nous avons eu l'occasion de collecter de nombreux échantillons de mollusques tout autour de l'île (30 stations), sur le platier à marée basse (12 stations) et sur le continent proche (côtes et embouchures des cours d'eau "Sakula" et "Awar", 6 stations).

Aux pointes nord et sud de l'île, le substrat est constitué de débris coralliens grossiers. A l'ouest, le lagon est occupé par un sable vaseux riche en matière organique. Sur la façade est, le beach rock est relativement peu colonisé par les macroalgues : *Halimeda, Padina, Caulerpa, Dictyosphaeria, Chlorodesmis* et diverses corallinacées s'y rencontrent de manière clairsemée (Hoffmann, 1988), il est découpé par des dépressions remplies de sable fin où l'eau stagne à marée basse.

En 1990, les variations d'amplitude des marées ont été mesurées à l'aide d'un marégraphe. Le marnage atteint une valeur maximale de 130 cm : les marées sont de type semi-diurne avec deux pleines mers et deux basses mers en un jour lunaire, et montrent une grande inégalité diurne (Bouillon *et al.*, 1986). Cette inégalité porte essentiellement sur les pleines mers et varie au cours du mois lunaire (Figure 2). Dans une perspective d'homogénéisation, les prélèvements ont été effectués durant les périodes (Fig. 2, flèches) où la variation d'amplitude de la marée était la plus importante.

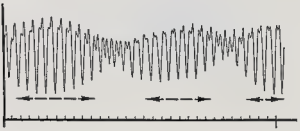


Figure 2. Courbe d'enregistrement des marées en novembre 1990 à Laing. Les doubles flèches indiquent les périodes de prélèvement (jours en abscisse, hauteurs en ordonnée)

Figure 3. Localisation des stations pour l'étude quantitative.

Récolte et traitement des résultats

Le matériel biologique a été récolté manuellement à vue dans des quadrats de 1/4 m² sur le beach rock ou dans les milieux graveleux et sur des tranches bathymétriques aussi homogènes que possible dans le supralittoral, délimitées sur des troncs verticaux pour l'étude de la stratification.

Les animaux ont été conservés vivants pour l'identification et les comptages. La plus grande partie du matériel récolté a été replacé dans son environnement naturel aussitôt que possible conformément au voeu exprimé par les autorités scientifiques locales (IPNGS). Des échantillons représentatifs conservés en alcool ont été déposés à l'institut de Zoologie de l'Université de Liège.

Pour le traitement mathématique des données, 12 stations ont été choisies (Figure 3 : 9 stations supralittorales [1-9] et 3 situées sur la crête algale [10-12]). Les récoltes quantitatives ont été traitées à l'aide de programmes conçus par l'un de nous (JCB) de manière

à faire ressortir les associations significatives. La "distance" entre prélèvements a été calculée selon la formule de Kulczinski et les cladogrammes générés grâce à l'algorithme de Lance et Wood (Legendre et Legendre, 1979 a-b) de manière à révéler les associations entre stations. La formule de Kendall a, pareillement, été utilisée pour délimiter les associations interspécifiques.

Ces mêmes stations ont été analysées, sous forme de matrice de présence-absence, à l'aide de la métrique polaire de Cabioc'h (1979). Celle-ci permet, outre le calcul de la distance entre deux prélèvements (norme K du vecteur), d'effectuer des hypothèses quant à l'origine des différences constatées (angle θ du vecteur), enrichissement/appauvrissement spécifique ou simple substitution d'espèces.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Distribution des espèces entre les divers habitats

Douze espèces de Neritidae ont été récoltées lors de cette étude en baie de Hansa. Sur l'île de Laing, huit espèces coexistent dont trois sont abondantes : *Nerita plicata* Linné, 1758, *N. polita* Linné, 1758 et *N. albicilla* Linné, 1758. Les autres espèces sont nettement plus rares ou ont une distribution beaucoup plus localisée. Il s'agit de : *N. chamaeleon* Linné, 1758, *N. morio* (Sowerby, 1832), *N. atramentosa* Reeve, 1855, *N. costata* Gmelin, 1791 et *N. squamulata* Le Guillou, 1841. Aucune espèce du genre *Nerita* n'a été trouvée sur les côtes du continent (peut être en raison de la pression de récolte par les papous). Par contre, diverses espèces de Neritinidae sont abondantes dans les embouchures des petits cours d'eau se jetant en baie de Hansa. Il s'agit de *Neritina auriculata* (Lamarck, 1816) localisé dans l'embouchure de la Sakula, *Neritodryas cornea* (Linné, 1758) abondant dans l'Awar I tandis que *Clithon corona* (Linné, 1758) et *Neritina turrita* (Gmelin, 1791) se rencontrent partout. La distribution fine des différentes espèces de Neritidae est représentée en annexe (1-8). Notons encore que plusieurs espèces, non récoltées vivantes, sont présentes sous forme de coquilles "fraîches" véhiculées par des pagures. Il s'agit essentiellement de *Neritina communis* (Quoy et Gaimard, 1832), *Neritodryas dubia* (Gmelin, 1791), *Neritopsis radula* (Linné, 1758), et *Nerita undata* Linné, 1758. Il semble vraisemblable que ces coquilles proviennent d'organismes vivant dans l'infralittoral, sur les côtes continentales ou dans les mangroves de l'embouchure du Bohoï, à l'extérieur de la baie de Hansa.

La présence d'un tel nombre d'espèces sur un territoire aussi réduit est rendu possible par les spécificités de distribution des diverses espèces en fonction des caractéristiques du milieu. *N. plicata* occupe tous les substrats solides (rochers ou troncs d'arbres) en site abrité ou battu, au niveau des hautes mers, avec de fortes densités de population (parfois supérieures à 60 ind/m^2)[annexe 1]. C'est l'espèce la plus abondante de l'île. *N. polita* se cantonne aux deux pointes N et S de l'île, là où l'hydrodynamisme est le plus intense. Elle vit enfouie dans les graviers coralliens à proximité du niveau des hautes mers [annexe 4]. *N. albicilla* se trouve essentiellement sous les rochers et coraux du platier, vers le niveau de mi-marée, du côté exposé au large et au sein des coraux détritiques de la crête algale, sur la partie du récif fermant le lagon [annexe 3]. *N. chamaeleon* semble inféodée à la portion la plus externe du platier du côté exposé au large [annexe 2]. Les autres espèces sont nettement plus rares : *N. morio* et *N. atramentosa* ont été trouvées à plusieurs reprises sur un mur artificiel du côté le plus exposé [annexe 5-6]. Notons quelques signes d'eutrophisation à ce niveau. *N. squamulata* et *N. costata* ont été découvertes sous la forme d'individus isolés au sein de populations de*N. chamaeleon* ou *N. albicilla* aux deux pointes de l'île, au niveau de la crête algale [annexe 7-8]. Au vu des cartes présentées en annexe, les espèces les plus abondantes occupent toutes un espace de l'estran qui leur est propre, en fonction des conditions hydrodynamiques, réduisant la compétition intragénérique.

Si l'on compare ce spectre faunistique des Neritidae à celui d'autres régions de l'indopacifique, on ne peut qu'être frappé par la grande diversité du peuplement, assez comparable à celle que l'on observe (à une autre échelle) sur l'atoll d'Aldabra. *N. polita* y est abondante dans les graviers coralliens du médiolittoral, *N. plicata* et *N. undata* occupent ensemble les milieux rocheux proches

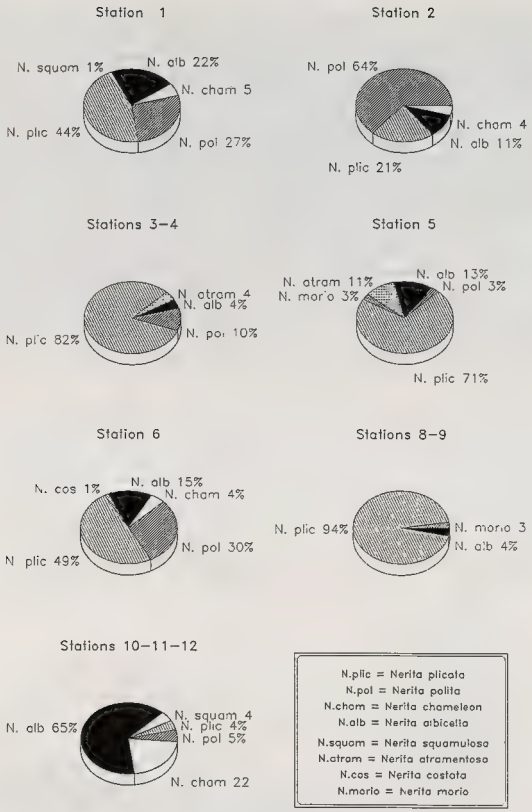
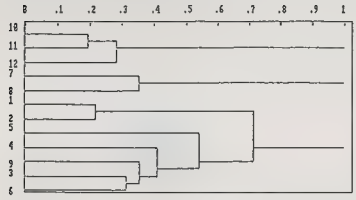


Figure 4. Composition des populations de Neritidae autour de l'île de Laing.

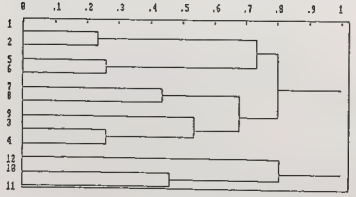
des hautes mers tandis que *N. albicilla* se trouve plus bas sur l'estran (Chelazzi, 1982). De même, la comparaison est immédiate avec les données de Safriel (1969) en mer Rouge. Salvat et Rives (1975) décrivent les mêmes associations dans les atolls de Polynésie, avec une tendance à la diminution de la diversité dans les îles les plus orientales. Notons à ce propos que les espèces les mieux représentées sont répandues et abondantes dans tout l'indopacifique.

La comparaison est plus délicate avec les données de Morton et Burgin (1986) sur les populations de nérites de Motupore (côtes sud de la Papouasie). Un seul spécimen de *N. plicata* a été trouvé, cette espèce semble remplacée par *N. undata*. *N. squamulata* occupe les très hauts niveaux, dans les laisses organiques humides à proximité des mangroves. L'absence de nérites dans le bas de l'estran contraste également avec nos données, *N. chamaeleon* et *N. albicilla* se cantonnant dans le médiolittoral supérieur. La présence de mangrove bien développée dans le haut de l'estran, en modifiant drastiquement les conditions de l'environnement (apport de détritus organiques, protection et maintien de l'humidité, ...), pourrait expliquer ces différences biocénotiques.

Du point de vue quantitatif, la fig. 4 illustre la composition des populations de Neritidae (en % de dominance) dans 11 des stations (1, 2, 3-4, 5, 6, 8-9, 10-11-12) de la fig. 3. Ainsi que cela a été décrit plus haut. *N. plicata* est présente et abondante (> 40 % de dominance) partout à l'exception de la crête algale du rebord du platier où elle est supplantée par *N. albicilla* (70 % de dominance). De même, aux deux extrémités de l'île, *N. polita* est abondante (27 à 64 % de dominance) en compagnie de *N. plicata*. Les autres espèces ont des dominances faibles, quelles que soient les stations considérées (1 à 10 %).



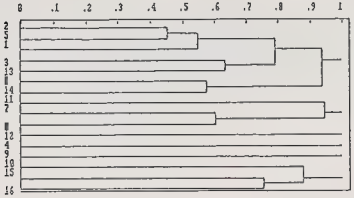
A (1990)



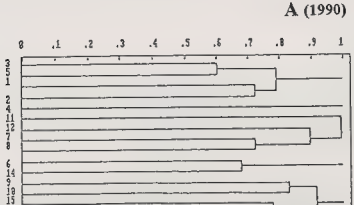
B (1992)

Figure 5. Visualisation des distances inter-stations à l'aide du coefficient de Kulczinski

Cette figure illustre la diversité des peuplements de nérites autour de l'île. En y ajoutant les peuplements de Littorinidae, nous avons calculé deux indices de diversité, suivant les recommandations de Magurran (1988). L'indice H_{sh} de Shannon, assez critiqué mais largement utilisé, peu sensible aux variations de taille de l'échantillon, renseigne surtout sur la richesse spécifique avec une relativement bonne sensibilité. L'indice d de Berger et Parker, lui aussi peu sensible à la taille de l'échantillon, est préféré pour l'approche de l'équitabilité. Ils offrent donc, ensemble, une bonne vision de la "diversité" sous ses différentes facettes. L'indice H_{sh} de Shannon, calculé pour l'ensemble de la malacocénose, est le plus bas pour les stations de la crête algale (H_{sh} 0.16 à 1.34) et pour celles situées dans le supralittoral du côté lagon (H_{sh} 0.80 à 1.12). L'ensemble des autres stations supralittorales ont des valeurs de diversité très comparables (H_{sh} 1.24 à 2.07). La diversité maximale se retrouve aux stations situées à la pointe S de l'île, en haut de l'estran (H_{sh} 2.03 à 2.07). Ainsi, pour les peuplements de mollusques des hauts niveaux, un hydrodynamisme assez élevé aurait tendance à augmenter la diversité spécifique (humectation et apports nutritifs). A l'inverse, elle la réduit pour les populations du bas de l'estran, soumises au choc perpétuel de la houle (surtout en saison sèche) sur la crête algale. L'indice d de Berger et Parker confirme cette vision : l'indice est le plus bas pour les stations de la crête algale (1.05 à 2.43) et du côté lagon (1.32 à 2.37), et des valeurs nettement plus élevées dans le cas des stations supralittorales exposées au large (2.18 à 5.91). Le calcul des "distances" entre stations (coefficient calculé selon Kulczinski à partir de leurs spectres faunistiques) confirme les regroupements visibles dès l'abord sur la seule base de la distribution des nérites (Fig. 5). Pour la facilité du lecteur, les stations ont été regroupées sous forme de cladogrammes permettant de visualiser les relations entre elles, à partir des prélèvements effectués en 1990 (Fig. 5A) et en 1992 (Fig. 5B). Le traitement des données de 1990 permet de discerner



A (1990)



B (1992)

Figure 6. Visualisation des associations interspécifiques

1 *Littorina scabra*
2 *Littorina undulata*
3 *Littorina coccinea*
4 *Melaraphe sp.*
5 *Nerita plicata*
6 *Nerita polita*
7 *Nerita chamaeleon*
8 *Nerita albicilla*
9 *Nerita atramentosa*
10 *Nerita morio*
11 *Nerita costata*
12 *Nerita squamulosa*
13 *Patelloides striata*
14 *Melampus sp.*
15 *Morula anaxeres*
16 *Siphonaria atra*

trois groupes de stations parfaitement individualisés : les stations 10-11-12, sur la crête algale constituent une entité indépendante des stations supralittorales (1 à 6 et 9). Les deux stations du fond du lagon (7-8) constituent également une entité distincte. Les résultats de 1992 confirment cette distribution des stations en sous-groupes, la seule différence étant le regroupement des stations du fond du lagon avec les autres stations supralittorales.

Le calcul de l'index polaire de Cabioc'h interstation (pour l'ensemble des résultats de 1990 et 1992 exprimés sous forme de matrice de présence-absence) confirme les résultats des calculs de distance selon Kulczinski (Tableau 1). Les stations supralittorales (1 à 9) sont relativement proches, avec des "distances" souvent faibles entre elles. Il n'apparaît pas de différence significative entre les stations situées du côté platier ou du côté lagon (P>0.95). A l'inverse, les "distances" entre stations de la base du médiolittoral et stations supralittorales sont grandes, généralement supérieures ou très proches de la valeur discriminante (K≥0.71). Une différence significative s'établit entre ces deux groupes de stations. La différence est très hautement significative avec les stations du lagon (distance = 1).

Stations	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1 K	0.16	0.38	0.38	0.41	0.14	0.38	0.47	0.35	1 ♦	1 ♦	0.92 ♦
θ	0 ¤	0.45	0.45	0.40	0 ¤	0.45	0.68	0 ¤	0 ¤	0 ¤	0.48
2 K	-	0.31	0.31	0.33	0.07	0.63	0.50	0.39	0.78 ♦	0.72 ♦	0.69
θ		0 ¤	0 ¤	0.45	0 ¤	0.70	0.69	0 ¤	0.53	0.29	0.52
3 K		-	0.20	0.58	0.35	0.40	0.33	0.14	0.73 ♦	0.67	0.80 ♦
θ			0.45	0.76	0 ¤	0.45	0.32	0 ¤	0.40	0.32	0.45
4 K			-	0.31	0.35	0.40	0.33	0.33	0.73 ♦	0.67	0.80 ♦
θ				0 ¤	0 ¤	0.45	0.32	0.32	0.40	0.32	0.45
5 K				-	0.26	0.53	0.50	0.50	0.78 ♦	0.72 ♦	0.69
θ					0.53	0.20 ¤	0.21 ¤	0.21 ¤	0.37	0.27	0.31
6 K					-	0.45	0.53	0.25	0.79 ♦	0.73 ♦	0.63
θ						0.18 ¤	0.20 ¤	0 ¤	0.29	0.20 ¤	0.27
7 K						-	0.14	0.33	1 ♦	1 ♦	1 ♦
θ							0 ¤	0.32	0 ¤	0 ¤	0 ¤
8 K							-	0.25	1 ♦	1 ♦	1 ♦
θ								0.45	0 ¤	0 ¤	0 ¤
9 K								-	1 ♦	1 ♦	1 ♦
θ									0 ¤	0 ¤	0 ¤
10 K									-	0.08	0.49
θ										0 ¤	0.61
11 K										-	0.42
θ											0 ¤

Tableau 1. Valeurs des paramètres K et θ de la métrique polaire de Cabioc'h pour les différentes stations envisagées deux à deux. ♦ indique une différence significative entre stations pour le paramètre K (K ≥ 0.71); ¤ indique une différence entre stations attribuable à un enrichissement/appauvrissement spécifique d'une station par rapport à l'autre (θ < 0.21 ou > 0.77)

L'examen du paramètre θ permet d'étudier l'origine des différences entre stations. Dans la plupart des cas où des différences significatives apparaissent, on a 0.21 < θ < 0.77, ce qui permet d'attribuer les différences de spectre faunistique à des substitutions d'espèces, renforçant l'idée de l'existence de communautés de mollusques significativement différentes en haut et au bas de

l'estran. Des valeurs différentes de θ peuvent laisser penser à l'existence de faciès particuliers (les différences étant dues à des facteurs d'appauvrissement spécifique), par exemple dans le cas des stations du lagon (7-8-9).

La délimitation des associations interspécifiques est possible par l'intermédiaire du traitement informatique des matrices brutes de distribution des individus entre les stations (coefficient de Kendall, matrice R) et visualisation de ces associations sous forme de cladogrammes. Les données des campagnes de 1990 et 1992 ont été traitées séparément et fournissent des renseignements très similaires sur les associations (Fig.6 A et B).

L'analyse des échantillons de 1992 laisse apparaître 5 associations parfaitement individualisées. On reconnaît une association typiquement supralittorale, constituée d'espèces largement distribuées dans ce milieu (annexe 1, 9, 10 et 11) : *Nerita plicata*, *Littorina coccinea* (Gmelin, 1791), *L. undulata* Gray, 1839 et *L. scabra* (Linné, 1758). Une autre association est constituée des nérites du platier et de la crête algale (annexe 2, 3, 7 et 8) : *N. chamaeleon*, *N. albicilla*, *N. costata* et *N. squamulosa*. Une troisième association est constituée des deux espèces à distribution aux pointes N et S de l'île : *N. polita* et *Melampus sp.* (annexe 4 et 15). *Melaraphe* exclusivement distribué au fond du lagon constitue à elle seule une quatrième "association". La cinquième est constituée des espèces moins abondantes à distribution sensiblement ubiquiste et se superposant aux autres associations. Les échantillons de 1990 présentent sensiblement la même tendance pour les espèces dominantes. Toutefois, l'association supralittorale est ici associée à celle typique des deux pointes de l'île, supralittorale elle aussi.

La distribution disjointe des différents taxas sous forme d'associations bien délimitées est une première modalité d'optimisation de l'utilisation des ressources des estrans.

Distribution verticale des taxa

L'examen de la stratification verticale des populations de Neritidae et de Littorinidae sur des substrats homogènes (troncs dressés du supralittoral) révèle, à nouveau, l'absence de superposition des deux groupes de Mollusques. Un nombre important d'observations et de comptages (sans prélèvements) ont été effectués de manière répétitive sur des substrats choisis dans trois stations représentatives (stations 3, 6 et 8) en 1990 et 1992. La figure 7 illustre la distribution verticale des deux taxons pour l'ensemble des observations dans les trois stations (moyenne et valeurs extrêmes des densités). Il n'y a pas de différence significative entre la distribution des organismes dans les trois stations.

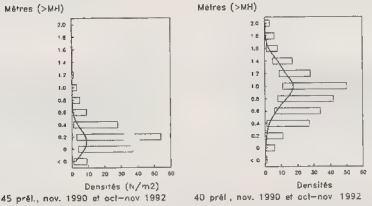


Figure 7. Variation des densités de mollusques selon les tranches bathymétriques.

Les populations de Neritidae (toutes espèces supralittorales confondues) ont une distribution significativement différente de celle des Littorinidae. Les nérites occupent la frange la plus basse du supralittoral, moins de 40 cm au dessus de la haute mer moyenne. A l'inverse, les Littorinidae occupent les strates supérieures, avec un maximum de densité vers 100 cm au dessus de la haute mer moyenne (distribution assez étalée de 40 à 160 cm, en règle générale).

Il apparaît toutefois que la distribution des organismes n'est pas figée : les excursions alimentaires des gastéropodes s'effectuent en fonction des niveaux de marée et de l'état de la mer. Ces excursions modulent au cours d'une même journée la stratification verticale des individus (Figure 8).

Par temps calme, les mollusques occupent, à marée haute, des tranches assez nettement délimitées sur l'estran (Fig. 8). Les littorines sont distribuées, aux trois stations envisagées, dans les tranches supérieures (0.4 à 1.5 m au dessus de la mer haute), les nérites occupant les tranches bathymétriques plus basses (0 à 0.6 m au dessus de la mer haute). La distribution des Neritidae est plus "étalée" que celle des Littorinidae en raison de l'activité alimentaire de ces mollusques au moment de la marée haute (voir plus loin Fig. 9). Il n'apparaît pas de différence significative entre les stations.

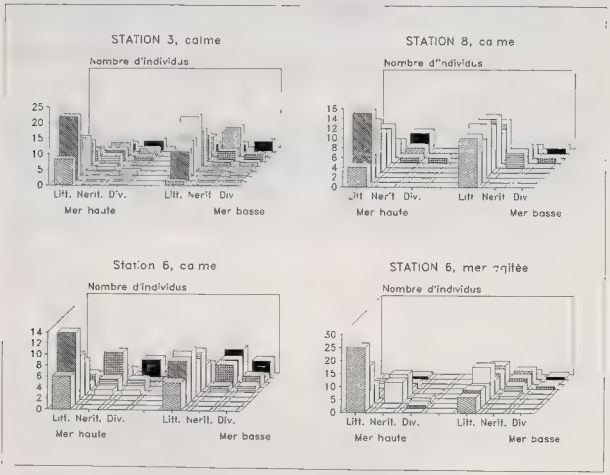


Figure 8. Variation de la distribution des Mollusques intertidaux en fonction des stations et du niveau des marées.

A marée basse, les littorines entrent en activité (v. plus loin) et ont tendance à élargir leur distribution vers les niveaux inférieurs. Cette "descente" des littorines s'accompagne d'un léger resserrement de la distribution des nérites, inactives à ce moment. Les densités de nérites à marée basse rendent vraisemblable une "remontée" d'individus actifs dans le médiolittoral à marée haute et s'abritant dans le supralittoral à marée basse (*Nerita plicata* et *N. polita* notamment). Des différences entre les stations apparaissent dans la distribution des littorines à mer basse : la station 8 (lagon) se caractérise par une activité très intense des *Littorina coccinea* et *L. scabra* qui conduit à la dispersion des individus et donc à l'homogénéisation du peuplement. La distribution des autres mollusques du supralittoral (*Patelloidea, Morula, Melaraphe, ...*), moins abondants, a également été abordée : on n'a pas révélé de tendance significative quant à une éventuelle "redistribution" des individus en fonction des marées (Fig. 8).

Lorsque la mer est plus agitée (Fig.8), les organismes du supralittoral ont tendance à occuper des strates plus hautes que celles occupées habituellement à marée haute (*Nerita plicata, N. polita, Littorina coccinea* et *L. scabra*) : les littorines occupent toujours les strates les plus élevées (au delà de 1 mètre au dessus du niveau de marée haute), les nérites occupant la tranche 0.6 à 1 mètre. A mer basse, l'activité intense des individus conduit à un étalement extrême des populations qui annule la zonation. Durant les jours qui suivent, la situation se rétablit progressivement. Après 48 heures, la zonation s'est à nouveau stabilisée.

Spectres d'activité journalière

Un dernier aspect de l'écologie des mollusques des hauts niveaux abordés dans ce travail concerne les rythmes d'activité journalière. Il a été abordé en déterminant, dans le supralittoral des stations 3, 6 et 8, le pourcentage d'individus actifs (= manifestant un mouvement durant les 10 minutes d'observation) à différents moments de la journée.

Les résultats (moyennés pour 100 périodes d'observation dans les trois stations) sont représentés à la fig. 9. Il ressort de l'examen de ce graphique que les rythmes d'activité des deux familles de gastéropodes sont clairement en opposition de phase. Les Neritidae (*N. plicata* et *N. polita*) sont actives pendant la journée, durant la période entourant l'heure de la pleine mer [PM-2 ; PM+5]. A ce moment, elles se déplacent activement sur le substrat mouillé ou humecté d'embruns (Npl) et dans les débris coralliens (Npo), en se nourrissant activement. Leur situation, à la base du supralittoral, est idéale à ce point de vue. La dessiccation de leurs substrats s'accompagne d'une cessation progressive de l'activité des nérites (des fortes pluies peuvent retarder ce retour à l'inactivité).

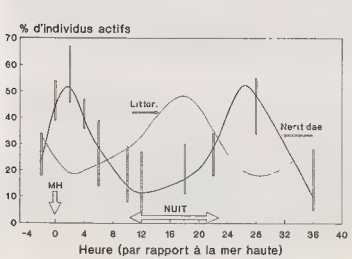


Figure 9. Spectres d'activité journalière des Neritidae et des Littorinidae de Laing

A l'inverse, les Littorinidae (*L. coccinea* et *L. undulata*), situées préférentiellement dans les tranches bathymétriques supérieures sont actives à marée basse, au crépuscule et pendant la nuit. A ce moment, elles ont tendance à "descendre" et leurs excursions alimentaires les conduisent dans les franges les plus basses du supralittoral. Leur phase d'activité nutritionnelle est plus longue que celle des Neritidae [PM+10 ; PM+20]. Durant les heures chaudes, ces espèces se rassemblent au fond des interstices des rochers et des troncs.

L. scabra semble plus indépendante de ces rythmes. Cette espèce, souvent située le plus haut dans le supralittoral (entre 1.4 et 1.8 mètres au dessus de la pleine mer), s'y cantonne sans effectuer d'excursion alimentaire dans les niveaux inférieurs. Elle apparaît active à divers moments de la journée, apparemment de manière indépendante des rythmes de marée et des rythmes nycthéméraux. Dans cette tranche bathymétrique, cette espèce ne paraît pas rencontrer de concurrence significative de la part d'autres mollusques, ce qui pourrait constituer un élément d'explication à cette indépendance du rythme d'activité des autres espèces.

Ainsi que le laissait déjà supposer les résultats de la figure 8, et à l'exception de *L. scabra* dont les densités restent faibles, les deux taxons ont des phases d'activité disjointes les conduisant à utiliser a priori les mêmes ressources, mais à des moments différents de la journée. La synchronisation de ces rythmes s'effectue vraisemblablement par les marées. L'opposition de phase des rythmes d'activité s'ajoute au caractère stratifié des populations de mollusques des hauts niveaux pour contribuer à l'optimisation de l'utilisation des ressources alimentaires du supralittoral de l'île de Laing.

CONCLUSION

Nérites et littorines se partagent l'occupation du supralittoral des régions tropicales. Sur l'île de Laing, huit espèces de nérites coexistent dont trois sont abondantes. Elles entrent en compétition avec trois espèces de *Littorina*. Cette coexistence d'organismes à l'écologie très semblable dans un milieu aux ressources extrêmement limitées est rendu possible par la partage du site à différents points de vue :

- partage "géographique" des estrans et des différents milieux en fonction des caractéristiques topographiques, hydrodynamiques et de nature du substrat limitant la compétition intragénérique chez les Neritidae.
- partage "vertical" du site conduisant à des répartitions significativement différentes des populations de Neritidae et de Littorinidae en un même endroit.
- partage "temporel" du site, les deux taxons effectuant des excursions alimentaires selon des spectres d'activité en opposition de phase.

L'ensemble de ces observations sur l'île de Laing pourraient être prises comme exemple de la coexistence apparente de deux communautés entrant en compétition pour la même ressource mais dont l'adaptation sur le plan écologique conduit à optimiser l'utilisation de cette ressource.

REMERCIEMENTS

Pierre Vandewalle est Chercheur Qualifié du Fonds National de la Recherche Scientifique (FNRS) de la Communauté Française de Belgique.

Ce travail a été permis par l'octroi du crédit FRFC n° 2900890.F du FNRS qui a rendu possible l'organisation des missions 1990 et 1992 à la King Leopold Biological Station de l'île de Laing en Papouasie Nouvelle Guinée. Les auteurs tiennent à remercier le personnel de la station pour leur accueil et pour les facilités accordées lors de leur séjour sur l'île. Enfin, nous remercions les autorités locales (IPNGS et Gouvernement Provincial de Madang) ainsi que l'ambassade de Papouasie Nouvelle-Guinée à Bruxelles pour l'aide apportée et la compréhension lors des démarches préalables aux missions.

BIBLIOGRAPHIE

Bouillon J., Claereboudt M. & Seghers G., 1986. Hydroméduses de la baie de Hansa (Mer de Bismarck, Papouasie Nouvelle-Guinée). Répartition, conditions climatiques et hydrologiques. *Indo-Malayan Zoology*, **3** : 105-152.

Cabioc'h L., 1979. Caractères de dissemblance entre peuplements en écologie marine benthique. Présentation d'une nouvelle métrique qualitative : la distance polaire. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Série D*, **289** : 583-586.

Chelazzi G., 1982. Behavioural adaptation of the gastropod *Nerita polita* on different shores of Aldabra atoll. *Proceedings of the Royal Society, London*, **B215** : 451-467.

Chelazzi G. & Vannini M., 1976. Researches on the coast of Somalia. The shores and dunes of Sar Uanle. 9.- Coastward orientation after displacement in *Nerita textilis* Dillwyn (Gastropoda, Prosobranchia). *Monitore Zoologico Italiano*, **4** : 161-178.

Chelazzi G. & Vannini M., 1980. Zonal orientation based on local visual cues in *Nerita plicata* L. (Mollusca, Gastropoda) at Aldabra atoll. *Journal of Experimental Marine Biology*, **46** : 147-156.

Hoffmann L., 1988. Macroscopic benthic blue-green algal vegetation of Laing island (Northern coast of Papua New-Guinea). *Bulletin de la Société Botanique de Belgique*, **121** : 3-11.

Hughes R.N., 1971. Notes on the *Nerita* (Archaeogastropoda) populations of Aldabra atoll, Indian ocean. *Marine Biology*, **9** : 290-299.

Legendre L. & Legendre P., 1979a. Ecologie numérique. Tome 1. Le traitement multiple des données écologiques. *Collection d'Ecologie*, 12, Masson ed.(Paris) : 197 p.

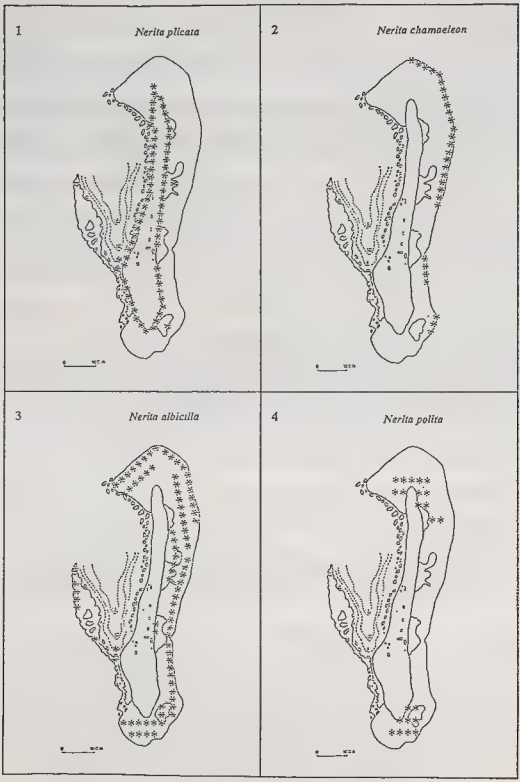
Legendre L. & Legendre P., 1979b. Ecologie numérique. Tome 2. La structure des données écologiques. *Collection d'Ecologie*, 13, Masson ed. (Paris) : 254 p.

Magurran A.E., 1988. Ecological diversity and its measurement. Croom Helm Ltd, Londres : 179 p.

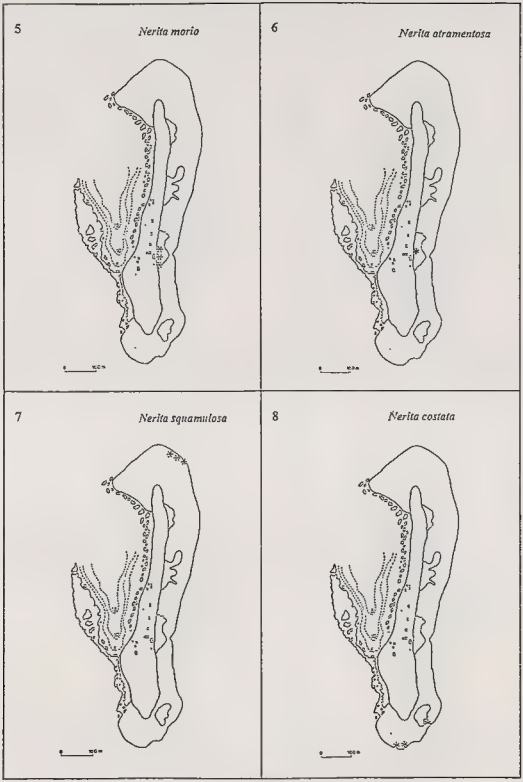
Morton J.R. & Burgin, S., 1986. Distribution and abundance of *Nerita* (Archaeogastropoda) around Motupore island, Papua New Guinea. *Science New Guinea*, **12**(3) : 133-149.

Safriel U., 1969. Ecological segregation, polymorphism and natural selection in two intertidal gastropods of the genus *Nerita* at Elat (Red sea). *Israel Journal of Zoology*, **18** : 205-23.

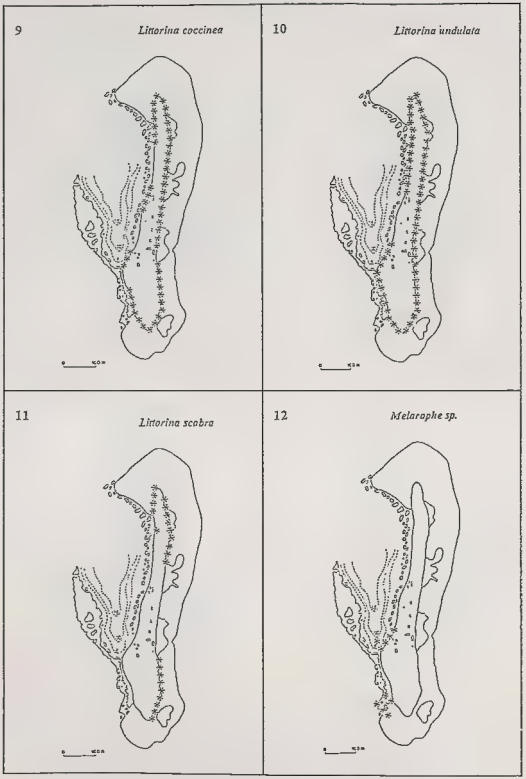
Salvat B. & Rives C., 1975. Coquillages de Polynésie. Les Editions du Pacifique, Papeete : 391 p.



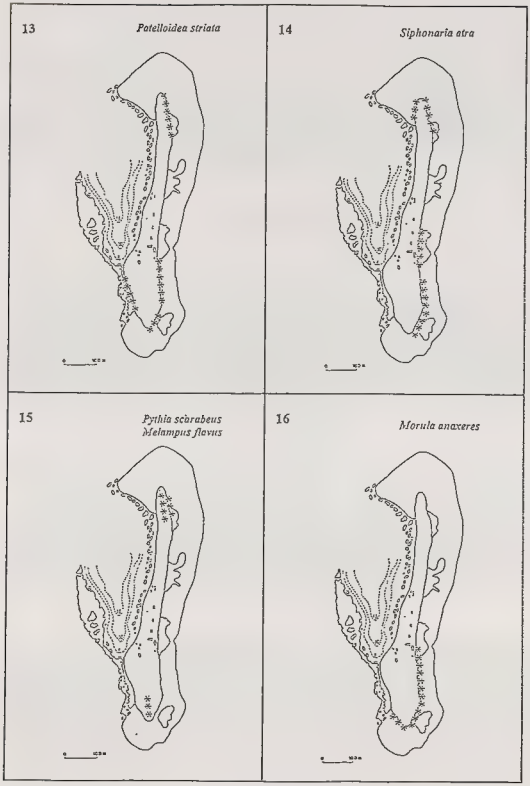
Annexes 1-16. Distributions des espèces sur l'île de Laing.



Annexes 1-16. Distributions des espèces sur l'île de Laing.



Annexes 1-16. Distributions des espèces sur l'île de Laing.



Annexes 1-16. Distributions des espèces sur l'île de Laing.

Haliotis 23 : 33-42 (1994) Société Française de Malacologie

Données nouvelles sur le durcissement des dents radulaires des Gastéropodes: exemples de *Cepaea nemoralis* (Linné, 1758) et *Berthella plumula* (Montagu, 1803)

Jean VOVELLE [1]

RÉSUMÉ

Contrairement à certaines hypothèses, la consolidation des dents radulaires chez les Gastéropodes n'exclut pas l'intervention d'un processus de biominéralisation phosphatée, l'exemple des Docoglosses Patellidae peut dans cette perspective être rapproché de celui des Polyplacophores. Nous avons appliqué plusieurs méthodes de microanalyse complétées par l'histochimie aux radulae d'un Pulmoné et d'un Opisthobranche et apprécié que le processus contesté n'est pas général chez les Gastéropodes. La biominéralisation calcique de *Cepaea nemoralis* n'est pas phosphatée, et la consolidation radulaire de *Berthella plumula* fait appel, plutôt qu'à la biominéralisation, à l'intervention de scléroprotéines halogénées très riches en brome.

ABSTRACT

New data on the hardening of Gastropod radular teeth, with reference to *Cepaea nemoralis* (Linné, 1758) and *Berthella plumula* (Montagu, 1803)

Despite some hypothesis, radular teeth hardening among Gastropods does not exclude the intervention of a phosphatic biomineralization : Docoglossa case can be compared to Polyplacophora in this view Several microanalysis methods were applied in association with histochemistry to the radulae of a Pulmonate and an Opisthobranch, they led us to demonstrate that this process is not common to all Gastropods. Calcitic biomineralization of *Cepaea nemoralis* does not involve phosphorus, when radular hardening of *Berthella plumula* needs, rather than biomineralization, the intervention of halogenated tanned scleroproteins which are bromine rich.

INTRODUCTION

L'étude entreprise a eu pour propos initial la mise à l'épreuve d'une hypothèse à portée phylogénétique présentée par Tillier et Cuif (1986). Ces derniers indiquent "Les radulae de Gastéropodes que nous avons analysées à la microsonde ne contiennent pas de phosphore : il est possible que l'absence de minéralisation de la radula par un phosphate caractérise les Gastéropodes par rapport aux autres classes de Mollusques à radula, et non, comme on l'a cru jusqu'à présent, l'embranchement des Mollusques tout entier". L'allusion fait référence à une affirmation radicale du paléontologiste Yochelson (1975) "phosphatic hard-parts do not occur in molluscs". Sans

[1] Laboratoire d'Histologie et Cytologie des Invertébrés Marins, Université P. & M. Curie, 12 rue Cuvier, 75005 Paris.

développer des données bibliographiques que nous avons recensées par ailleurs (Vovelle, 1972, 1993) notre mise au point prend en compte tout un corpus de résultats contradictoires avec les deux points de vue exprimés.

On apprécie l'intérêt de la démonstration de Tillier et Cuif qui reconnaissent par la microanalyse la présence de phosphate de calcium dans l'appareil radulaire d'un Aplacophore (*Chevroderma*), ce qui leur permet un rapprochement avec "l' animal conodonte" et une contestation partielle de Yochelson. S'ils font état de la présence de phosphate chez les Scaphopodes à partir de notre travail sur *Dentalium* (Vovelle et Grasset, 1983), ils ne signalent pas à l'appui de leur mention des Polyplacophores le considérable ensemble de résultats rassemblés par Lowenstam et ses collaborateurs depuis 1962 (revue en 1989), qui met en évidence un épisode phosphocalcique de la minéralisation radulaire des chitons, avant le dépôt de magnétite.

En ce qui concerne l'originalité prêtée aux Gastéropodes, on doit rappeller que la biominéralisation de leurs dents radulaires est connue de longue date par les excellents travaux de Troschel (1856) et surtout Sollas (1907). Cette dernière établit la participation fréquente du calcium, du phosphore et du fer, auxquels s'ajoute la silice chez les Docoglosses. Elle distingue deux catégories selon le degré d'imprégnation minérale, important chez la Patelle (jusqu'à 27% pondéral), moindre chez *Helix* (jusqu'à 3%).

Les études ultérieures concernent surtout les Patellidae chez lesquels Jones *et al.* (1935) établissent par des tests bio- et microchimiques l'importance relative des éléments reconnus par Sollas, dont le phosphore. Une série de travaux histochimiques de Gabe et Prenant, entre 1948 et 1958, fournit un inventaire comparatif suggérant la présence alternative plutôt que simultanée du calcium et du fer, ce dernier caractéristique des Diotocardes. Runham, toujours chez *Patella*, d'abord par l'histochimie ensuite grâce à la microanalyse (1961, 1969), insiste sur l'enchaînement des séquences d'imprégnation minérale, dont le dépôt d'opale est le dernier épisode, et soulève le problème d'une corrélation possible avec un éventuel tannage quinonique qu'il évoque chez d'autres espèces (1963). Lowenstam (1962) identifie le dépôt ferrique comme de la goethite. Nos travaux personnels (1981) sur le Patellidae *Patina pellucida* (Linné, 1758) exploitent l'étude micro-analytique à l'échelle photonique et ultrastructurale, démontrent l'apport précoce du fer à partir de la ferritine, en association avec une composante phosphocalcique et localement les inclusions intracellulaires de silice dans la partie terminale de l'épithélium supérieur de la radula; pour la première fois les intervenants enzymatiques polyphénoloxydasiques d'un tannage quinonique sont démontrés, en corrélation avec le dépôt ferrique. L'article de Mann *et al.* (1986) sur les minéraux biogènes des dents de la patelle exploite à l'échelle ultrastructurale la microanalyse X en dispersion d'énergie; ses résultats recoupent certains des nôtres , dont il n'a pas eu connaissance, en faisant apparaître la conjonction des réponses du calcium et du phosphore, avant même celle du fer, et l'évidence d'une mise en place tardive de la silice dans un système tramé organique chargé de cristaux de goethite. La dynamique du processus évoqué par le rapprochement de ces données peut être mise en parallèle avec celle établie chez les Polyplacophores par Lowenstam. Ce dernier ne mentionne pas l'interférence possible du tannage quinonique avec la biominéralisation, mais on rappelle que Runham l'a pressentie chez la patelle et qu'il a fait l'objet d'une première mise en évidence chez *Helix* et *Pomatias*, avec mise en cause d'une peroxydase, par Ducros (1967).

Les indications sur la présence du fer chez d'autres Gastéropodes que les Docoglosses sont conflictuelles (Gabe et Prenant en reconnaissent chez *Emarginula*, lorsque Jones *et al.* n'en trouvent pas...). L'identification du calcium fait l'objet de données éparses, fondées sur des résultats d'histochimie (Gabe et Prenant chez les Pulmonés, les Opisthobranches Cephalaspides, les Hétéropodes, Ducros chez les Pulmonés et chez *Pomatias*...) ou sur le recours à des méthodes microanalytiques particulières, laser pour Carriker et van Zandt (1972) sur *Urosalpinx*, microsonde X à dispersion d'énergie pour Mackenstedt et Markel (1987) sur *Lymnea* et *Cepaea*. Le disparate des méthodes utilisées au fil du temps laisse des problèmes non résolus, comme l'intervention problématique du phosphore dont la démonstration ancienne par l'analyse chimique peut être mise à l'épreuve d'une détection plus fine par la micranalyse.

Pour répondre à la double interrogation "la présence du calcium est-elle générale chez les Gastéropodes, son association avec le phosphore est-elle régulière?", nous nous sommes adressés, avec les moyens actuels de la microanalyse, à un Pulmoné terrestre, *Cepaea nemoralis* et à un Opisthobranche, *Berthella plumula*. D'autres espèces sont en cours d'examen , mais celles-ci nous ont paru justifier une première mise au point parce qu'elles sont systématiquement assez éloignées des Patellidae dans la classe considérée et que leur mode de vie et leur régime alimentaire différents permettent d'apprécier l'intervention d'éléments exogènes dans le durcissement de leur radula.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Les spécimens de *Berthella plumula* ont été récoltés à la grève à Loiì en Ré (Charente-Maritime) en novembre 1992 et fixés l'alcool à 90°. Les spécimens de *Cepaea nemoralis* ont été récoltés dans des haies à Seurre (Côte d'Or) en mai 1993, et fixés dans les mêmes conditions. Les bulbes radulaires ont été prélevés et inclus soit à la paraffine, pour l'étude histochimique à l'échelle photonique, soit à l'epon-araldite, pour l'étude histologique sur coupes semi-fines (colorées au Bleu de Toluidine), utilisées également pour la microanalyse. Des coupes ultrafines obtenues au rasoir diamant sur microtome Reichert OMU2 portées sur grilles de cuivre et carbonées ont été utilisées pour la microanalyse X en sélection d'énergie.

Etude morphologique. Les rubans radulaires ont été isolés par dissection, nettoyés des parties molles et examinées sans passage au point critique, après dessication et métallisation à l'or-palladium sur un appareil de microscopie électronique à balayage JSM 840 A Jeol, sous tension de 12 kV.

Histochimie . On a eu recours (cf. Ganter et Jolles, 1969), sur coupes à la paraffine :

- pour la détection du calcium à la méthode de Kashiwa et Atkinson (1963) au GBHA (= Glyoxal-bis-2Hydroxyanil).

- pour la mise en évidence de la tyrosine à la méthode de Morel et Sisley.

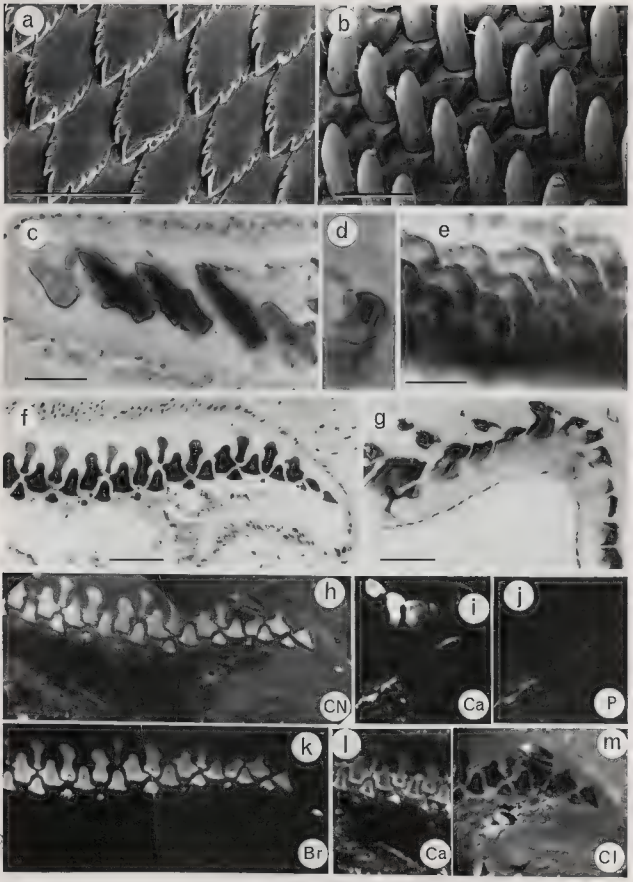
- pour la mise en évidence des composés réducteurs (composants d'un tannage quinonique) à la réaction argentaffine.

Microanalyse. On a eu recours à trois méthodes de principes différents.

- Microanalyse X en dispersion de longueur d'onde. Des coupes semi-fines ont été montées sur terphane carboné et analysées à la microsonde MS 46 Cameca équipée de spectrographes dispersifs en longueur d'onde à cristaux TAP pour les éléments P et S, PET pour Ca, Fe, I et P, LIF pour Br, dans les conditions suivantes : tension d'accélération 15 ou exceptionnellement 30 kV, courant d'échantillon 40 nA, diamètre de sonde 1 µm environ.

- Microanalyse par émission ionique secondaire. Des coupes semi-fines ont été étalées sur support en platine et examinées au microanalyseur ionique Cameca SMI 300 dans les conditions suivantes : bombardement O_2, 7,5 µA, diaphragme de lentille 200 µm, bande passante 15 eV, grandissement 115, résolution sur image 1 µm, résolution en masse $M/\Delta M = 300$, obtention de spectres d'émission d'ions secondaires positifs ou négatifs, et d'images élément par élément.

- Microanalyse X en dispersion d'énergie. L'analyse a été pratiquée avec un microscope électronique Temscan Jeol JEM 100 CXII équipé d'un système de balayage à haute résolution (SEM-STEM) Jeol ASID 4D et d'un détecteur de rayons X à sélection d'énergie (EDS) LINK modèle AN 10000 à cristal Si (Li). En microscopie par transmission, des coupes fines (épaisseur 100 nm) portées sur grilles de cuivre et carbonées sont examinées sous une tension d'accélération 60 kV, diamètre de sonde 50 nm, temps de comptage 100 s. En microscopie électronique à balayage, des radulae disséquées et desséchées sont fixées sur des barquettes de cuivre, la surface analysée pour chaque spectre correspond à un rectangle de 4x4 µm, temps de comptage 100 s.


a
b
c
d
e
f
g
h
CN
i
Ca
j
P
k
Br
l
Ca
m
Cl

RÉSULTATS

Cepaea nemoralis

Parmi les nombreuses rangées de dents radulaires (fig. Ib) nous avons retenu pour analyse les séries de forme simple cylindrique (Ø 10 µm) de la région moyenne du ruban, qui apparaissent érigées en reliefs marqués, plus ou moins aplaties apicalement, en contraste avec les pièces denticulées latérales.

L'histochimie fournit des renseignements limités (fig. 1 d et e): la détection du calcium au GBHA est décevante, de faible intensité. La mise en évidence de la tyrosine est très positive sur les dents cylindriques déjà constituées mais encore immatures : sa réponse se localise ensuite à la partie basale. La réaction argentaffine est localement positive à la pointe des dents en maturation, dans une présentation déjà reconnue par Ducros chez *Helix*, et sur les denticules des dents latérales. En suivant l'hypothèse de Runham et l'analyse de Ducros on peut y reconnaître l'indice d'un tannage quinonique.

La microanalyse permet d'éprouver l'hypothèse d'une biominéralisation phosphatée.

*** La microanalyse X en dispersion de longueur d'onde** pratiquée sur coupes semi-fines de dents centrales de la région moyenne confirme la présence de calcium en quantité notable, accompagné d'un peu de magnésium (fig. 2 b):

Ca : 83,6 ± 31,4 c/s (n=9) maximum 132 c/s
Mg : 13 c/s

Le phosphore n'est pas détectable.

***La microanalyse par émission ionique secondaire** (fig. 1 i ,j) fournit des images d'une bonne intensité d'émission pour le calcium, au niveau des dents cylindriques et de la partie basale continue du ruban radulaire. Le magnésium est présent, on détecte même des traces de baryum, mais pas de strontium. Le phosphore n'apparaît pas dans les dents elles-mêmes, mais on en obtient une image sur la partie basale du ruban radulaire et une indication dans l'épithélium supérieur, réponses appréciables si l'on sait que la méthode est peu avantageuse pour cet élément.

*** La microanalyse X en dispersion d'énergie** (fig. 3 b) effectuée sur pièce en microscopie à balayage, sur la pointe des dents cylindriques, a fourni des résultats assez homogènes sur plusieurs rangées de dents. Le calcium est l'élément pricipal, la hauteur de son pic correspond à 860 coups, ce qui représente une minéralisation importante même si elle est modeste par rapport à d'autres matériaux traités dans les mêmes conditions (cf. infra la référence à des dépôts minéraux de carbonate de calcium d'origine organique). Le magnésium présente une réponse discrète sur les enregistrements. Les autres pics concernent le soufre et le phosphore : ils sont peu marqués, probablement d'origine organique, et le dernier élément ne participe certainement pas à un dépôt muéral phosphaté.

En somme, les trois approches sont convergentes, elles désignent le biominéral intervenant dans le durcissement des dents radulaires de *Cepaea* comme un probable carbonate de calcium. L'intensité moyenne des réponses appréciées pour le calcium est en bon accord avec la classification de Sollas. Le fait que Mackenstedt et Markel ne signalent pas le phosphore dans leurs analyses récentes mais plus sommaires que les nôtres sur la même espèce va dans le sens de nos conclusions.

Figure 1. Vue d'ensemble en Microscopie électronique à balayage de la morphologie des dents radulaires de *Berthella* (a) et *Cepaea* (b).
Histochimie: Réaction argentaffine sur les dents de *Berthella* (c) et *Cepaea* (d), Réaction de Morel et Sisley (tyrosine) sur celles de *Cepaea* (e).
Coupes semi-fines de radulae de *Berthella* (f) et *Cepaea* (g) colorées au Bleu de Toluidine, voisines de celles examinées à l'analyseur ionique.
Images d'émission ionique sur coupes semi-fines pour *Berthella* (h, k, l, m) et pour *Cepaea* (i, j). Intensité et temps de pose : (h) CN (26-, matière organique), 6.10^{-14}, 5 s.; (k) Br (81-) 1.10^{-14}, 20 s.; (l) Ca (40+) 1.10^{-15}, 100 s.; (m) Cl (35-) 2.10^{14}, 50 s.; (i) Ca (40+) 5.10^{-14}, 20 s ; (j) P (31+) 5.10^{17}, 20 mn (les barres représentent 50 µm).

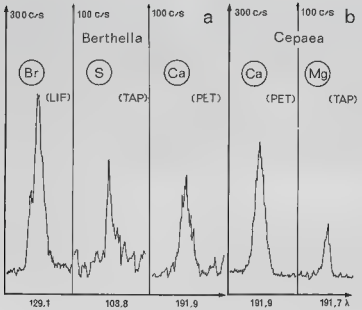


Figure 2. Enregistrements à la Microsonde en dispersion de longueur d'onde sur des points émissifs des dents radulaires de *Berthella* (a) et *Cepaea* (b).

Berthella plumula

Cette large radula partagée en deux parts symétriques apparaît de plus en plus colorée vers l'orifice buccal. Elle comporte un très grand nombre de dents d'aspect assez homogène (fig.1a), ce sont des crochets aplatis, à bords denticulés qui se recouvrent comme des tuiles (largeur 30 µm, longueur 60 µm), elles sont enracinées par une partie rétrécie dans la membrane radulaire.

L'histochimie n'y détecte pas d'éléments minéraux. La méthode de Morel et Sisley caractérisant la tyrosine donne une forte réaction dans la partie basale des dents en formation; sur les dents à maturité elle est plus faible et plus localisée. La réaction argentaffine très positive également dans la partie initiale du ruban, s'y manifeste superficiellement, en dépôts. Plus loin, les dents fonctionnelles la présentent encore dans toute leur masse, surtout dans la partie centrale (fig.1 c).

La microanalyse fait apparaître un élément inattendu, le brome,dont l'importance est confirmée par la convergence des trois méthodes utilisées, de principe différent.

* **La microanalyse X en dispersion de longueur d'onde** (fig. 2a), sur coupes semi-fines de dents centrales de la région moyenne, détecte en plus du brome un peu de soufre et de calcium :

Br : 163,2 ± 30,2 c/s (n = 10) maximum 225 c/s
S : 47 c/s
Ca: 15,7 ± 10,8 c/s (n=9) maximum 38 c/s

Ni le phosphore, ni le fer, ni l'iode ne sont appréciables.

* **La microanalyse par émission ionique secondaire** (fig.1 h,i,j,k) fournit pour les dents radulaires des images remarquablement contrastées du brome, obtenues avec des intensités d'émission importantes ($1{,}5.10^{14}$ A). Phosphore et fluor sont absents dans les mêmes localisations, et le soufre n'est pas particulièrement concentré. Par contre le calcium présente des localisations intéressantes, renforcées à la surface des pointes (intensité d'émission 6.10^{-15} A). Les images de répartition du chlore, qui apparaît en négatif au niveau des dents, par rapport aux tissus périphériques, soulignent la concentration considérable du brome par rapport à l'autre halogène (l'iode est absent).

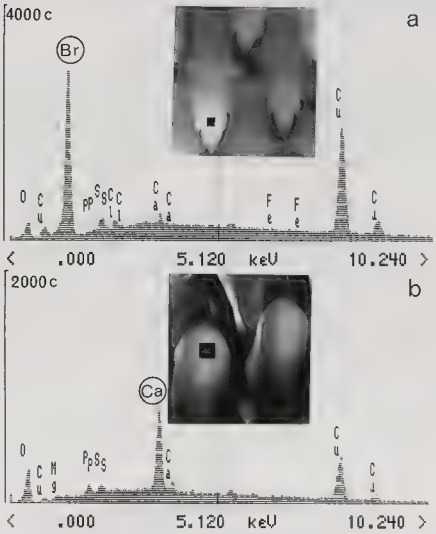


Figure 3. Microanalyse X en dispersion d'énergie sur pièces des dents de *Berthella* (a) et *Cepaea* (b); comptages sur 100 s. Le pic Cu provient du support, les carrés placés sur les photos délimitent les surfaces analysées par balayage (4 µm x 4 µm).

* **La microanalyse X en dispersion d'énergie** (fig.3 a) a été pratiquée sur pièces en microscopie à balayage, et sur coupes ultrafines montées sur grilles et carbonées, en microscopie à transmission. Les résultats des deux méthodes se recoupent : la première permet mieux d'apprécier les éléments accessoires.

L'élément dominant est le brome, réparti de façon assez homogène entre la pointe et la racine, sans gradient sensible sur les quelques rangées examinées de l'échantillon :

Br : 1729 ± 898 c (n=10) maximum 3420 c

Sur les enregistrements, sachant que Cu et Cr sont apportés par le support, les éléments accompagnant Br sont Ca (260c), S et Cl, dans l'ordre d'importance et toujours mineurs. Phosphore et iode sont absents.

La présence prioritaire du brome désigne avec vraisemblance l'agent principal du durcissement des dents de *Berthella* comme une scléroprotéine halogénée.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Nous avons rappelé dans l'introduction, pour discuter les affirmations ou les hypothèses de Yochelson et de Tillier et Cuif, que des dépôts minéraux phosphatés existent aussi bien dans les dents radulaires des Gastéroodes Docoglosses que chez les Aplacophores, Polyplacophores et Scaphopodes. Les résultats nouveaux que nous obtenons par l'examen microanalytique des radulae d'un Pulmoné et d'un Opisthobranche sont préliminaires et méritent d'autres confirmations sur les mêmes matériels ou sur des espèces différentes, mais ils remettent déjà en cause l'éventualité de la généralité de la présence d'un biominéral phosphaté dans l'ensemble des Gastéropodes.

L'examen du Pulmoné *Cepaea* confirme la présence d'une minéralisation calcique modérée, en conformité avec les catégories établies par Sollas, mais là où cette dernière reconnaît par analyse chimique une quantité importante d'acide phosphorique chez *Helix*, le phosphore est absent de notre bilan microanalytique chez l'espèce voisine *Cepaea*. Ceci est en bonne conformité avec l'indication fournie par Mackenstedt et Markel qui chez cette même espèce reconnaissent par une approche sommaire de microanalyse X en dispersion d'énergie la présence de calcium mais pas de phosphore. Fretter (1952) avait reconnu la fixation du phosphore marqué dans l'épithelium supérieur chez *Helix*, nous trouvons chez *Cepaea* une indication de sa présence par microanalyse en émission d'ions secondaires sur le même site mais surtout à la base du ruban radulaire : ces localisations périphériques peuvent-elles intervenir dans un bilan global et expliquer la discordance avec les résultats anciens de Sollas? En tout cas les dents elles-mêmes de *Cepaea* ne sont pas phosphatées. On admet donc qu'elles subissent un durcissement par biominéralisation modérée, vraisemblablement par du carbonate de calcium.

Par comparaison, l'Opisthobranche examiné, *Berthella* présente une biominéralisation presque inexistante. Les valeurs moyennes obtenues en microanalyse X en dispersion de longueur d'onde sont de 15c/s contre 83 pour *Cepaea* . Pour relativiser cette appréciation, et dans la mesure où les diverses méthodes de microanalyse ne fournissent que des résultats semi-quantitatifs, nous comparons, dans des conditions d'examen identiques, la hauteur des pics Ca obtenue par microanalyse X en dispersion d'énergie chez *Berthella* et *Cepaea*, mais aussi sur deux matériaux connus pour être des pièces squelettiques aragonitiques. Il s'agit des mâchoires supérieures du Polychète Eunicidae *Hyalinaecia tubicola* (Müller, 1776) (Vovelle *et al.* 1989) et des spicules calcaires de l'Aplacophore *Lepidomenia hystrix* Marion et Kowalevsky, 1886 (Vovelle n.p.) dont nous admettons la nature aragonitique par analogie avec les spicules de *Chevroderma* analysés par Tillier et Cuif (valeurs de Ca exprimées en coups):

dents de *Berthella*	260 c
dents de *Cepaea*	860 c
spicule de *Lepidomenia*	11000 c
mâchoire de *Hyalinoecia*	14000 c

Pour rendre compte du durcissement des dents de *Berthella*, nous avons rattaché l'explication de la présence inattendue du brome à l'intervention probable d'un système de tannage quinonique. Cette voie alternative, purement organique, de la squelettogenèse chez les Invertébrés a été progressivement reconnue dans son importance chez les Mollusques. Runham avait pressenti son existence dans la radula, Ducros en avait proposé une interprétation particulière, nous en avons démontré la composante enzymatique régulière chez les Patellidae et les Scaphopodes. Pour *Cepaea* comme pour *Berthella* nous nous fondons pour confirmer son existence, à l'instar de Runham, sur le seul indice exploité dans ces travaux préliminaires, celui de la réaction argentaffine, et la prospection devrait être poursuivie. La présence de tyrosine dans les deux cas examinés apporte un argument supplémentaire pour son intervention. Mais pour *Berthella*, elle permet un autre rapprochement par référence à tous les matériaux squelettogènes que sont les scléroprotéines

halogénées, dont elle est le composant majeur. Rappelons par exemple les gorgonines (Roche, 1952), les dérivés bromés de la tyrosine reconnus chez les Démosponges Aplysinidae (Makarieva *et al.*, 1981) ou les scléroprotéines associant brome et iode dans le cortex des soies de Polychètes (Vovelle *et al.*, 1983, 1991) .

Pour le brome comme pour le calcium, les diverses méthodes de microanalyse ne peuvent fournir qu'une appréciation relative de sa concentration locale. Pour la comparaison, nous faisons appel à des résultats que nous avons obtenus (Vovelle *et al.*, 1983, 1991) sur des scléroprotéines halogénées avérées, dans le cortex des soies de diverses espèces de Polychètes, dans des conditions d'analyse proches de la présente étude, en microanalyse X en dispersion de longueur d'onde (valeurs de Br exprimées en coups par seconde, moyennes et valeurs maximales). Le brome y est toujours associé à l'iode, et en général moins abondant que ce dernier.

dents de *Berthella*	163 c/s	max. 225
soies de *Petta*	45 c/s	max. 80
soies de *Sabella* (in toto)	95c/s	max. 120
soies de *Pomatoceros*	25c/s	max. 42

Chez les Mollusques, des tyrosines halogénées ont été signalées dans le byssus et le periostracum (Gorbman, 1954) et étudiées à propos de l'opercule de Buccin par Hunt *et al.*, (1973), ainsi que par notre équipe, en relation avec le tannage (Grasset *et al.*, 1982, 1983) . Dans ce dernier cas il s'agit de tyrosine associée à l'iode et au chlore. *Berthella* offre la particularité d'une concentration exclusive du brome, situation qui n'est pas exceptionnelle mais qu'on connaît mieux pour d'autres productions échappant au tannage et à la squelettogenèse, comme les produits volatils élaborés par des Polychètes (bromophénols), sans oublier la pourpre du Murex. On doit à Hunt *et al.* d'avoir les premiers discuté de la signification du processus "l'halogénation de la tyrosine soit assisterait le tannage en le rendant plus réactif, ...ou en apparaîtrait comme une conséquence indirecte". En ce qui concerne la radula de *Berthella*, on pourra se demander si la concentration du brome a une simple signification symptomatique, ou si elle joue un rôle actif dans le durcissement du biomatériel. On pourra s'interroger aussi sur les étapes et les sites de l'halogénation, et sur l'origine de l'élément, en regrettant que l'aliment préféré du Mollusque, l'éponge *Oscarella* (Delaloi et Tardy, 1977) ne compte pas parmi les Démosponges désignées comme grandes accumulatrices de brome.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été effectué grâce à la collaboration efficace de M. Grasset pour toute la partie histochimique et microanalytique par dispersion de longueur d'onde et émission ionique secondaire (appareils du Laboratoire d'Histophysiologie fondamentale et appliquée, UPMC Paris). Nous remercions le Professeur J. Tardy à la Rochelle pour la récolte de *Berthella plumula* , C. Jouin-Toulmond pour celle de *Lepidomenia hystrix* à Roscoff, P. Beaunier (Service de Microscopie électronique du GRMP, UPMC Paris) pour l'étude microanalytique en dispersion d'énergie, et D. Guillaumin (CIME Jussieu Paris) pour la microscopie à balayage.

BIBLIOGRAPHIE

Carriker M.R. & van Zandt D., 1972. Behaviour of a shell-boring Muricid Gastropod *In* . Behaviour of Marine Animals (I). Plenum Press, New York.

Delaloi B. & Tardy J., 1976. Régime alimentaire et éthologie prédatrice de *Berthella plumula* (Montagu, 1803), Mollusque Opisthobranche. *Haliotis*, **6** : 273-280.

Ducros C., 1967. Contribution à l'étude du tannage de la radula chez les Gastéropodes. *Annales d'Histochimie*, **12** : 243-272.

Fretter V., 1952. Experiments with P32 and I 131 on species of *Helix*, *Arion* and *Agriolimax*. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 93(2) :133-146.

Gabe M. & Prenant M., 1958. Particularités histochimiques de l'appareil radulaire chez quelques Mollusques. *Annales d'Histochimie*, **3** (2) : 95-112.

Ganter P. & Jolles G., 1969. Histochimie. Gauthier-Villars, Paris.

Gorbman A., Clements M. et O'Brien R., 1954. Utilization of radioiodine by Invertebrates, with special study of several Annelida and Mollusca. *Journal of experimental Zoology*, **127** : 75-92

Grasset M. & Vovelle J., 1982. Données histochimiques et ultrastructurales sur l'opercule de *Buccinum undatum* (L.). *Malacologia*, **22** : 251-255.

Grasset M., Poulicek M., Truchet M. & Vovelle J., 1983. Composants accessoires de l'opercule protéique tanné de *Buccinum undatum* (L.) *Haliotis*, **13** : 115-122.

Hunt S. & Breuer S. W., 1973. Chlorinated and brominated Tyrosine residues in Molluscan Scleroprotein. *Biochemical Society Transactions*, **1** :215-216

Jones E. I., McCance R A. & Shackleton L.R.B., 1935. The role of iron in the structure of the radula teeth of certain marine molluscs. *Journal of experimental Biology*, **12** : 59-64.

Lowenstam H.A., 1962. Goethite in the radular teeth of recent marine gastropods. *Science*, 137 : 279-280.

Lowenstam H.A. & Weiner S., 1989. On biomineralization. Oxford University Press. New York, Oxford.

Mackenstedt U. & Markel K., 1987. Experimental and Comparative morphology of radula renewal in pulmonates (Mollusca, Gastropoda). *Zoomorphology*, 107 : 209-239.

Makarieva T. N., Stonik V. A , Alcolado P. & Elyakov Y. B., 1981. Comparative study of the halogenated tyrosine derivatives from Demospongiae (Porifera). *Comparative Biochemistry and Physiology*, **68** (B) : 481-484.

Mann S., Perry C.C., Webb J., Luke B. & Williams R.J.P., 1986. Structure, morphology, composition and organisation of biogenic minerals in limpet teeth. *Proceedings of the Royal Society of London*, Ser. B. **227** : 179-190.

Roche J., 1952. Biochimie comparée des scléroprotéines iodées des Anthozoaires et des Spongiaires. *Experientia*, **8** : 45-54.

Runham N.W., 1961. The histochemistry of the radula of *Patella vulgata*. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 102 : 371-380.

Runham N.W., 1963. The histochemistry of the radulas of *Acanthochiton communis*, *Lymnea stagnalis*, *Helix pomatia*, *Scaphander lignarius*, and *Archidoris pseudoargus*. *Annales d'Histochimie*, 8 : 433-442.

Runham N.W., Thorton P.R., Shaw D.A. et Wayte R.C., 1969. The mineralization and hardness of the radular teeth of the limpet *Patella vulgata* L. *Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie*, 99 : 608-626.

Sollas I., 1907. The molluscan radula : its chemical composition and some points in its development. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, **51** 115-136

Tillier S. & Cuif J.P., 1986. L'animal conodonte est-il un Mollusque aplacophore? *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **303** (2) 627-632

Troschel F.H., 1856. Das Gebiss der Schnecken zur Begrundung einer naturlichen Klassification untersucht. 246 p. Berlin.

Vovelle J., 1972. Sclérotisation et Minéralisation des structures squelettiques chez les Mollusques. *Haliotis*, 2 : 133-165.

Vovelle J. & Grasset M., 1981. Séquences de la biominéralisation et du tannage dans la radula de *Patina pellucida* (Linné), Prosobranche Patellidae. *Haliotis*, **11** : 229-240.

Vovelle J. & Grasset M., 1983. Biomineralisation des dents radulaires chez *Dentalium dentalis* L. *Haliotis*, **13** : 123-130.

Vovelle J., Grasset M. & Truchet M., 1983. Composés halogénés et éléments minéraux impliqués dans la consolidation des soies chez *Petta pusilla* Malmgren, Polychète Amphictenidae. *Cahiers de Biologie Marine*, **24** : 309-325.

Vovelle J., Grasset M. & Truchet M., 1989. Biominéralisation des machoires chez *Hyalinoecia tubicola* (Muller) (Polychète, Eunicida). *Annales de l'Institut Océanographique*, **65** (1) : 15-36.

Vovelle J., Grasset M. & Truchet M., 1991. Sites of biomineralization in the Polychaete *Pomatoceros triqueter* (Serpulidae) with comments on some other species. *Ophelia*, suppl. **5** : 661-667.

Vovelle J., 1993. Les biomatériaux naturels de la coquille et des pièces squelettiques chez les Mollusques et leur actualité. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, **118**(3) : 321-334.

Yochelson E. L., 1975. Discussion of early Cambrian "molluscs". *Journal of the Geological Society of London*, **131** : 661-662.

Haliotis **23** : 43-50 (1994) Société Française de Malacologie

Impact de l'activité humaine sur les variations inter-annuelles de la malacofaune benthique en baie de Puck (S. Baltique)

Maciej WOŁOWICZ[1]

RÉSUMÉ

La Baie de Puck est un bassin peu profond dont l'échange des masses d'eaux avec la mer est limité par une barrière sableuse. Le bassin versant est caractérisé par une population humaine importante, des activités agricole et industrielle. Il présente également un intérêt touristique. L'équilibre écologique du bassin est fragile et sensible à toute intervention humaine.

Les suivis hydrologiques et biocénotiques de la baie sont réalisés depuis les annees 60. En raison des particularités hydrologiques (e.g., faible salinité), la malacofaune est représentée par un faible nombre de taxa, provenant toutefois de biotopes divers (i.e., marine, saumâtre, et dulçaquicole). Certains taxa se situent dans leur limites biogéographiques en raison des contraintes écophysiologiques.

Les variations importantes observées dans la malacofaune résultant de l'activité humaine au cours des 30 dernières années sont les suivantes:

- disparition ou réduction très importante de l'effectif des populations de certaines espèces de mollusques,
- modification de la microdistribution géographique des espèces de mollusques, et
- dominance d'une ou deux espèces dont la biomasse montre un fort accroissement.

ABSTRACT

Long-term changes of the molluscan fauna in Puck bay (S. Baltic) as a result of human activity

Puck Bay is a shallow water basin isolated from the open sea by a surrounding sandy bar. Due to the bar occurrence the water exchange is limited. The bay watershed is characterized by a large human population, intensive agricultural and industrial activities. The watershed is also attractive from a tourism point of view. Therefore, the ecological balance of Puck Bay has been significantly affected by human activity.

Regular monitoring of Puck Bay started in the early 60's. The reduced number of molluscan taxa results from particular hydrological conditions (e.g., low salinity). However, molluscan species occupy a large ecological spectrum including marine, brackish- and fresh-waters. Since ecophysiological adaptative capabilities constrain their distribution, some molluscan populations live at their extreme geographical limits.

The most important molluscs populations changes resulting from last 30 years of human activity followed.

- entire extinction, or drastic decline in population abundance,
- decline of the distribution range for particular populations,
- biotope invasion by one or two resident species along with drastic biomass increase.

[1] Laboratoire d'Ecologie Estuarienne, Institut Océanographique, Université de Gdansk, Al. Marszalka J. Pilsudskiego 46, 81-378 Gdynia, Pologne.

INTRODUCTION

Du fait de sa localisation et de ses conditions hydrologiques, la baie de Puck est très fragile du point de vue écologique. Elle est située au centre d'une zone où la population est dense et le tourisme développé. Jusqu'à un passé assez récent elle en recevait tous les déchets, qu'ils soient d'origine urbaine, agricole ou industrielle. Ceci constituait une charge très importante car ces deux dernières activitées y sont également très développées. Les résultats de nombreuses études qui ont été menées sur ce site montrent qu'il a subi au cours des 30 dernières années de nombreux changements, notamment physico-chimiques (Nowacki *et al.*, 1993; Szefer *et al.*, 1993; Jankowska, 1993). On a constaté par exemple une augmentation de la part de la fraction fine dans les sédiments et de la quantité de matières en suspension, liées à des apports de matière organique et d'autres substances nocives.

Tous ces facteurs ont pour effet une transformation de la biocénose qui se traduit par:
-un changement de sa structure avec disparition partielle ou complète de certaines espèces;
-un appauvrissement en nombre d'espèces du macrozoobenthos avec, en parallèle, une augmentation des effectifs et de la biomasse d'une à deux espèces résistantes;
-un changement de voies de transfert énergie avec une préférence pour celles qui mènent vers les filtreurs, qui constituent une impasse dans la chaîne alimentaire.

Le travail que nous présentons est consacrée à la faune malacologique, réduite en nombre d'espèces et qui a subi de nombreux bouleversements sous l'action de l'homme.

MATERIELS ET MÉTHODES

Nous nous sommes basés sur le matériel collecté lors des campagnes de 1962 (Zmudzinski, 1967), 1974 (SKNO, 1974), 1977 (Legezynska et Wiktor, 1981) et 1987 (Zmudzinski et Osowiecki, 1991), ainsi que sur les résultats d'études complémentaires des années 1974-1991. L'échantillonnage était effectué sur trente stations situées dans la baie de Puck.

Les échantillons étaient réalisés par trois coups de benne Ekman ou Van Veen d'une surface de sédiment de 0,02 m^2 et tamisés sur des mailles de 0,5 mm. Les organismes sont conservés dans une solution de formaldéhyde à 4%. Ils sont ensuite séchés sur du papier Joseph (les mollusques sont séchés avec les coquilles), calculés et pesés. Le nombre, ainsi que les poids, sont rapportés à la surface d'un m^2 .

CARACTERISTIQUES GÉOGRAPHIQUE ET HYDROLOGIQUE DU SITE D'ÉTUDE.

La baie de Puck est une partie interne de la baie de Gdansk isolée par un banc de sable, qui limite les échanges d'eau avec la mer ouverte (fig. 1). Par conséquent, ce bassin a un faible potentiel auto-épurateur. Par ailleurs, il est ainsi protégé de l'influence néfaste des eaux de la Vistule.

La baie de Puck a une surface de 104 km^2 , une profondeur moyenne de 3 m (Nowacki, 1977) et un volume total d'eau de 330 m^3 (Slomianko, 1974). La superficie de son bassin versant est de 875 km^2 (Piasecki, 1979). La salinité varie de 6,5 à 7,5 ‰ et la température de 0,5 à 25°C entre février et août (Nowacki, 1984). La baie peut être recouverte de glace jusqu'à 70 jours par an. Sa faible profondeur favorise un réchauffement printannier de la masse d'eau. En été, la température y est supérieure de 2 à 3°C à celle du reste de la baie de Gdansk. Par contre la température de la masse d'eau décroit rapidement en automne.

La baie de Puck est également caractérisée par un mélange vertical des eaux et de ce fait, par de faibles différences de température et de salinité entre la surface et le fond.

Les sédiments de la Baie de Puck sont très diversifiés. On y trouve des galets aussi bien que des argiles. Les sédiments ont des origines variables (Musielak, 1984, 1987). Dans les anciennes embouchures de rivières, des affleurements de tourbes sont caracterisés par de fortes teneurs en matières organiques. Par ailleurs les matières organiques s'accumulent dans les secteurs les plus profonds de la baie (i.e., Jama Kuznicka, Chalupska et Rzucewska) ainsi qu'aux embouchures de rivières (Musielak, 1984, 1987).

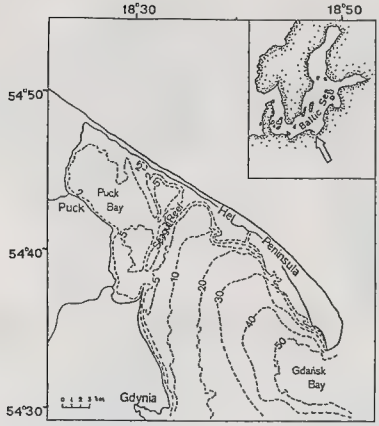


Figure 1. La baie de Puck (S.Baltique).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

La baie de Puck présente un nombre limité d'espèces de la malacofaune. Seules 5 espèces de gastéropodes et 5 de bivalves ont été recensées (tab. I). Elles appartiennent à des groupes représentatifs des milieux aussi bien d'eaux saumâtres que salées et douces.

Les changements dans les peuplements malacologiques peuvent être évalués à deux niveaux : à grande échelle (toute la baie) et à petite échelle (la zone peu profonde). Cette dernière située à la limite entre la mer et la terre, est particulièrement exposée à l'influence néfaste de certaines activités de l'homme.

La situation pendant les années 1960 est considérée comme situation de référence. La biomasse était à ce moment-là de 203 $g.m^{-2}$ et elle était dominée à 67,6 % par des bivalves. Dans tout le bassin *Cerastoderma glaucum* (Bruguière, 1789) constituait l'espèce principale (20 à 50 $g.m^{-2}$). Sur la bande de sable *Mytilus edulis* (L.) (=*trossulus*) proliférait également (jusqu'à 50 $g.m^{-2}$). Dans la partie centrale de la baie, *Macoma balthica* (L.) atteignait la biomasse de 10 $g.m^{-2}$ Les gastéropodes se situaient en deuxième place par leur biomasse (26 $g.m^{-2}$), plus particulièrement *Lymnea peregra* (Muller, 1776) et *Theodoxus fluviatilis* (L.) qui dominent jusqu'à la profondeur de 2 m (fig. 2).

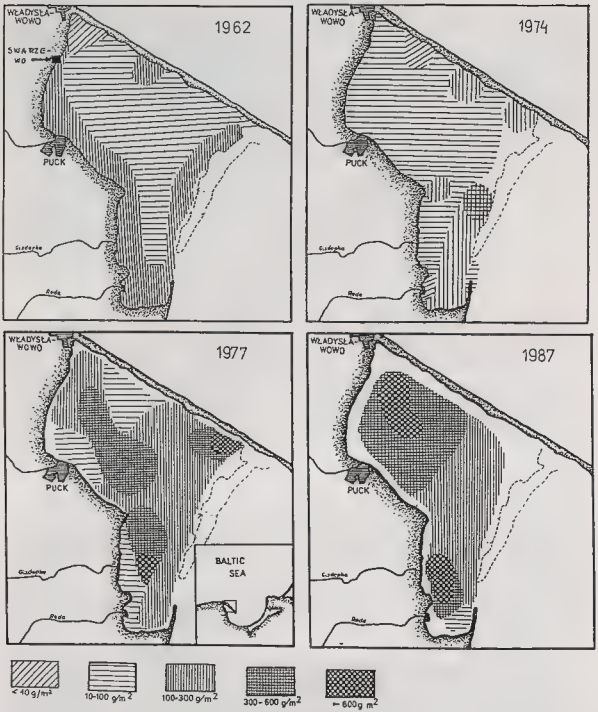


Figure 2. La biomasse de la malacofaune benthique de la baie de Puck.(en $g.m^{-2}$)

		1962	1974	1977	1987	1990-91
Hydrobia ventrosa	s	+++	++	+++	+++	+++
Hydrobia ulvae	m	+++	++	+++	+++	++
Potamopyrgus jenkinsi	d	++	+	+	+	+
Theodoxus fluviatilis	d	+++	++	++	+	+
Lymnea peregra	d	+++	+	+	-	-
Mytilus edulis	m/s	+++	+++	+++	+++	+++
Macoma balthica	m/s	+++	+++	+++	+++	+++
Mya arenaria	m	+++	+++	+++	+++	+++
Cerastoderma glaucum	s	+++	+++	+++	+++	+++
Parvicardium hauniense	s	+++	++	++	+	-

m	marin	+++	très nombreux
s	saûmatre	++	nombreux
d	dulçaquícole	+	sporadique
		-	absent

Tableau I.

Les années 1970 sont marquées par l'essor économique de la région. C'est aussi le début du développement touristique qui s'est traduit par l'augmentation du nombre d'habitations et de campings. Par conséquent l'augmentation des déchets déversés dans la baie provoqua un accroissement de la quantité de matières en suspension dans l'eau. Dans un premier temps (1974), une diminution de la biomasse du zoobenthos fut observée et peut être interprétée comme une réaction de la biocénose à l'apparition des conditions environnementales défavorables (tab. II). Les bivalves continuent de dominer, mais leur proportion est désormais de 58% et la biomasse de 45,4 $g.m^{-2}$. La biomasse de *Macoma balthica* a atteint 16,9 $g.m^{-2}$. En ce qui concerne les gastéropodes, leur pourcentage reste le même, mais la biomasse a diminué d'un facteur trois (~9 $g.m^{-2}$). Les groupes dominants étaient les *Hydrobiidae* et *Theodoxus fluviatilis*. La présence de *Lymnea peregra* importante jusque là, n'a été constatée que sporadiquement aux embouchures des rivières Reda et Plutnica (fig. 2).

	1962		1974		1977		1989	
	$g.m^{-2}$	%	$g.m^{-2}$	%	$g.m^{-2}$	%	$g.m^{-2}$	%
Bivalvia	137.50	67.6	45.43	58.1	308.74	78.2	322.92	81.6
Gastropoda	6.17	12.8	8.96	11.5	60.95	15.5	28.64	7.1
Crustacea	20.60	10.2	6.99	9.0	9.44	2.4	4.35	1.1
Polychaeta	15.00	7.3	15.20	19.5	13.95	3.5	38.86	10.1
Insecta	2.40	1.2	1.40	1.8	1.85	0.4	0.17	-
Oligochaeta	0.70	0.3	0.01	-	0.10	-	0.58	0.1
Nemertini	1.00	0.5	0.09	0.1	-	-	0.11	-
Varia	0.30	0.1	0.03	-	0.60	-	0.05	-
Total	203.65	100	78.11	100	395.66	100	395.58	100

Tableau II. Evolution de la biomasse de la macrofaune de la baie de Puck (1962-1989).

Tous ces changements semblent résulter d'une augmentation de la quantité de matières en suspension, qui est connue pour avoir un effet défavorable sur certains filtreurs (e.g., *Mytilus edulis*, *Cardium glaucum*) (Baden *et al.*, 1990). L'accumulation de cette matière au fond fait aussi obstacle à la fixation des larves de bivalves (Bender and Jensen, 1992). Par contre l'accroissement de la sédimentation de la matière organique est un facteur favorable au développement du *M. balthica*.

A la fin des années 1970 la biomasse du zoobenthos avait augmenté d'un facteur cinq (395 $g.m^{-2}$) avec une prépondérance des bivalves (308,7 $g.m^{-2}$) et une forte augmentation des gastéropodes (60,9 $g.m^{-2}$) (tab. II). La moule constituait alors 46,8% de la biomasse, mais ses effectifs étaient moins importants que ceux de la coque. La biomasse de *M. balthica* atteignait 25,6 $g.m^{-2}$. Dans le cas des gastéropodes, les *Hydrobiidae* ont colonisé le milieu, représentant 12,7% de la biomasse de la macrofaune benthique et 82,4% des gastéropodes. L'espèce *Lymnea peregra* était absente.

La décennie 1977-1987 a été marquée par le passage de la biomasse des bivalves de 308 à 322 $g.m^{-2}$ sans changement de la biomasse du zoobenthos total (tab. II). La moule dominait toujours sur la bande sableuse et *M. balthica* dans la zone plus profonde à fond vaseux (fig. 2). Le rôle dans l'écosystème de *C. glaucum* a baissé ainsi que la biomasse des gastéropodes, toujours dominés par les *Hydrobiidae*.

Pendant ces périodes, la population de *Mya arenaria* (L.) n'a pratiquement pas changé avec une biomasse oscillait autour de 25-30 $g.m^{-2}$.

Jusqu'à la moitié des années 1970, *Parvicardium hauniense* (Petersen et Russell, 1971) était une espèce communément rencontrée surtout sur les thalles de *Fucus vesiculosus* et de *Furcellaria lumbricalis*. Pour des effectifs importants (entre 4 000 et 5 000 $ind.m^{-2}$), sa biomasse était relativement basse (2 $g.m^{-2}$) (Wołowicz, 1977). L'exploitation industrielle de *F. lumbricalis* pour la production de l'agar a entraîné une baisse progressive des effectifs de *P. hauniense* pour disparaître complètement au début des années 1980.

Depuis 1988, et en parallèle à la mise en service d'une station d'épuration d'eau recevant tous les effluents de la région, aucun changement global dans les peuplements de la malacofaune n'a pu être constaté. Actuellement, après l'arrêt complet des apports directes de déchets, une aggravation de la situation a cependant été constatée dans la zone côtière et plus particulièrement dans les embouchures de rivières ainsi qu'à la sortie de la station d'épuration. Les mollusques, qui dominaient jusque là sur ces sites, ont perdu chaque année 20% de leur biomasse pour disparaître complètement dans certains cas (Nowacki, 1991). La mise en service de la station a créé une nouvelle et importante source de pollution : les sels nutritifs. Dans les années 1981-85, leurs concentrations étaient de 0,03mg NH4 dm^{-3}, 0,04 mg NO3 dm^{-3}, 0,00 NO2 dm^{-3} et 0,02 mg PO4 dm^{-3} alors que les concentrations moyennes dans les effluents pendant la période 1988-91 étaient respectivement de 17,78, 1,34, 0,35 et 21,63 $mg.dm^{-3}$ (Nowacki, 1991). Ces valeurs étaient particulièrement importantes en été et contribuaient à l'augmentation de la quantité de matière organique dans les sédiments (jusqu'à 4%). En parallèle des déficits d'oxygène à l'interface eau-sédiment et la formation de H_2S commencent à être décelés. Les études menées depuis la mise en service de la station d'épuration montrent un élargissement de la zone d'impact de ses effluents. La quantité de la fraction fine des matières en suspension augmente ainsi que celle de la matière organique dans les sédiments. Le biotope, occupé jusque là essentiellement par des mollusques, a alors été complètement colonisé par le polychaete *Nereis diversicolor* (Muller) et l'amphipode *Corophium volutator* (Pallas), indicateurs d'un enrichissement en matière organique (Ostrowski, 1985) et de modifications sédimentaires.

CONCLUSION

Les changements à long terme de la malacofaune de la baie de Puck sont étroitement liés à la dégradation des conditions environnementales. Cette dégradation a débuté par une eutrophisation résultant des rejets massifs de déchets riches en matière organique et sels biogéniques. Ceci concerne la période des années 1970 et 1980, alors que la région était en plein essort économique.

En raison des apports importants de matière particulaire, la pénétration de la lumière dans l'eau a diminué, limitant la zone euphotique à une couche réduite du pélagial. Pour cette raison, ainsi que du fait du recouvrement des thalles de macrophytes par ces particules, les conditions pour la photosynthèse se sont détériorées (Ipsen et al., 1992). L'importante sédimentation a créé ensuite un envasement du fond, limitant la fixation des organismes benthiques. En période estivale, l'anoxie et la production d'hydrogène sulfuré ont provoqué la mort de la flore liée au sédiment. Les algues rouges telles que *Phyllophora brodiaei* et *Ceramium sp.* et les brunes comme *Fucus vesiculosus* et *Furcellaria lumbricalis* ont disparu de la baie, et dans ce dernier cas du fait également de l'exploitation industrielle. Les aires de distribution des algues vertes et des phanérogames ont diminué (Kruk-Dowgiallo, 1991). En conséquence des changements dans le phytobenthos, les conditions environnementales pour la faune se sont détériorées. Les premières espèces à disparaître ont été celles liées aux herbiers sous-marins (dans le cas des mollusques *Lymnea peregra* et *Parvicardium hauniense*). Du fait de l'augmentation des quantités de matières en suspension et de la sédimentation, le zoobenthos est dominé par les filtreurs et essentiellement par *Macoma balthica*. Ce bivalve a atteint la biomasse de 300g.m^{-2} en trouvant des conditions favorables à son développement. Avec le processus d'envasement du fond, la distribution de la coque s'est restreinte à de rares fonds sableux, laissant la majorité des fonds vaseux et plus profond à *M. balthica*.

Le fait que la biomasse des bivalves ait doublée au cours des 30 dernières années ne témoigne pas seulement de la détérioration de la biocénose, dominée maintenant par 2 ou 3 espèces, mais aussi de la situation désavantageuse du point de vue du régime énergétique de l'écosystème. En effet, selon Stempniewicz (1986), les populations de bivalves dominant dans la baie de Puck ne représentent qu'une faible fraction du régime alimentaire des poissons et des oiseaux aquatiques peuplant la baie. De ce fait, ces populations de bivalves ne constituent pas un maillon important de la chaîne trophique malgré leur abondance, perturbant ainsi tout le fonctionnement de la chaîne alimentaire.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier Dr. Ph. Goulletquer, (IFREMER Port en Bessin) pour ses conseils et discussions, ainsi que pour la vérification du manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

Baden S., Loo L.O., Phil L., & Rosenberg R., 1990. Effects of eutrophication on benthic communities including fish: Swedish West coast. *Ambio* 19 (3), 113-122.

Bender K. & Jensen K., 1992. The effect of the construction works at the Great Belt link on mussel (*Mytilus edulis*) beds. Proceedings of the 12th Baltic Marine Biologist (E. Bjornestad, L. Hagerman & K. Jensen, eds.), Symp. ser., Helsingor : 17-22.

Ipsen N., Mortensen S., Polusen E., Bjerre F., & Polusen K.M., 1992. Growth reduction on marine macrophytes due to suspended solids released from large-scale dredging operations. Proceedings of the 12th Baltic Marine Biologist, (E. Bjornestad, L. Hagerman & K. Jensen, eds.), Symp. ser., Helsingor, 66-75.

Jankowska H., 1993. The bottom deposits of Puck Bay. Studia i Materialy Oceanologiczne PAN, 64, Marine Pollution 3, 163-171.

Kruk-Dowgiallo L., 1991. Long-term changes in the structure of underwater meadows in the Puck Lagoon. Proc.11th BMB. *Acta Icht. et Pisc.* suppl. 21 : 77-84.

Legezynska E. & Wiktor K., 1981. Fauna denna Zatoki Puckiej wlasciwej. *Zeszyty Naukowe Wydz. Biologii i Nauk o Ziemii UG, Oceanografia* 8 : 63-77.

Musielak S., 1984. Osady denne Zalewu Puckiego. *Zeszyty Naukowe Wydz. Biologii i Nauk o Ziemii UG, Oceanografia*, 10 :

Musielak S., 1987. Zalew Pucki jako przyklad sedymentacji lagunowej. *Prace Instututu Budownictwa Wodnego*, 13 : .

Nowacki J., 1977. Charakterystyka morfologiczna Zalewu Puckiego. *Zeszyty Naukowe Wydz. Biologii i Nauk o Ziemii UG, Oceanografia* 3 : 33-40.

Nowacki J., 1984. Ogolna charakterystyka warunkow termiczno-zasoleniowych w Zatoce Puckiej. *Zeszyty Naukowe Wydz.Biologii i Nauk o Ziemii UG Oceanografia* 10 : 68-74.

Nowacki J., 1991. Koncentracja zwiazkow azotu i fosforu w wodach przybrzeznych Zatoki Gdanskiej. Inst. Oceanografii UG, 34pp.

Nowacki J., Kowalewski M. & Krezel A., 1993. Long-term trends of concentration of nitrates, phosphates and oxygen in the Gulf of Gdansk. Studia i Materialy Oceanologiczne PAN, 64, Marine Pollution 3 : 123-130.

Ostrowski J., 1985. Wpływ zanieczyszczen na zoobentos Zatoki Gdanskiej ze szczegolnym uwzglednieniem okreslenia gatunkow wskaznikowych. *Studia i Materialy Morskiego Instytutu Rybackiego*, 26.

Piasecki D., 1979. Degradacja i rewaluacja Zatoki Puckiej. Ref. Spraw. Kom. Bad. Morza PAN.

Słomianko P., 1974. Zatoka Pucka. Studia i Materialy Oceanologiczne PAN, 67pp.

Stempniewicz L., 1986. The food intake of two scoters *Melanitta fusca* and *M. nigra* wintering in the Gulf of Gdansk, Polish Baltic coast. *Var. Fagelv.* suppl., 11 : 211-214.

Studenckie Kolo Naukowe Oceanografow UG., 1974. Sklad i zageszczenie zoobentosu na tle badan srodowiska. Inst. Oceanog. UG, 32pp.

Szefer P., Pempkowiak J. & Kaliszan R., 1993. Distribution of elements in surficial sediments of the Southern Baltic determined by factor analysis. Studia i Materialy Oceanologiczne PAN 64, Marine Pollution 3 : 85-93.

Wołowicz M., 1977. Rozmieszczenie oraz biomasa *Cardium glaucum* (Poiret, 1789) i *P. hauniense* (Petersen - Russell, 1971) w wodach Zatoki Puckiej wewnetrznej Zeszyty Naukowe Wydz. Biologii i Nauk o Ziemii UG, Oceanografia 5, 103-115.

Zmudzinski L., 1967. Zoobentos Zatoki Gdanskiej. Prace MIR 14, 47-80.

Zmudzinski L. & Osowiecki A., 1991. Long-term changes in the bottom macrofauna of the Puck Lagoon. Proc.11th BMB, In: *Acta Icht. et Pisc.* suppl. 21 : 259-264.

Haliotis **23** : 51-59 (1994) Société Française de Malacologie

Sexualité et reproduction de *Cyclope neritea* (Mollusque gastéropode) dans le golfe du Morbihan (Bretagne-Sud)

Auguste LE ROUX [1]

ABSTRACT

Cyclope neritea, known to be present in the Golfe du Morbihan (South Britanny) since 1984, breeds in this area and so constitutes now a well established population. Sexual maturity is reached at about 1 year and longevity is estimated to be about 2 years. Adult shell length (7.2-13 mm) is perceptibly smaller than in southern localities; this could reveal either external ecological constraints or high intraspecific competition.. Reproduction occurs all the year round, with a marked spring peak. In some cases advanced embryogenesis into the female capsule gland was observed. This could appear as a step towards ovoviviparity. A large proportion of females exhibit pseudohermaphroditism.

RÉSUMÉ

Cyclope neritea,connu dans le golfe du Morbihan (Sud Bretagne) depuis 1984 s'y reproduit et y constitue une véritable population. Il atteint sa maturité sexuelle à environ 1 an et sa longévité est estimée à environ 2 ans. la taille des adultes (7.2-13 mm) est sensiblement plus faible que dans des localités plus méridionales. Ceci pourrait refléter soit l'existence de contraintes ecologiques externes soit une intense compétition intraspécifique. La reproduction s'observe tout au long de l'année avec un pic printanier. La segmentation des oeufs et quelques cas d'embryogenèse avancée ont été observés dans la glande de la capsule des femelles : ceci pourrait constituer une étape vers l'acquisition de l'ovoviviparité. Une importante proportion des femelles présente le phénomène de pseudo-hermaphrodisme.

INTRODUCTION

Le Gastéropode prosobranche *Cyclope neritea* (Linné, 1758) a, au cours de ces dernières années, étendu son aire de répartition vers le nord le long de la côte atlantique française. Sauriau (1989, 1991) retrace l'historique de cette progression qui paraît liée aux activités humaines (essentiellement l'ostréiculture) et pourrait avoir été favorisée par une élévation de température dans la partie sud du golfe de Gascogne (Sauriau 1991).

Trouvé pour la première fois en mai 1984 (Le Roux *et al.*, 1988) dans le golfe du Morbihan (ou Mor-Bihan, 47°35'N, 2°45'W) *C. neritea* s'y observe régulièrement depuis cette date et a

[1] Université de Rennes 1, Laboratoire de Zoologie Générale et Ecophysiologie, Station de Biologie Marine de Bailleron, 56860 Séné.

considérablement agrandi l'aire qu'il colonisait initialement. La question se posait de savoir s'il s'agit d'une pseudopopulation, alimentée chaque année par le biais des apports de naissain d'huîtres *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793), à partir des Charentes (où l'espèce est signalée par Tardy *et al.*, 1985; Pigeot, 1988; Boulhic et Tardy, 1986a, ainsi que Sauriau, 1989) ou bien d'une véritable population féconde disposant de son recrutement propre.

Il faut noter que, bien que *C. neritea* ait été signalé au nord de la Bretagne au début du siècle, cette présence n'a jamais été confirmée ultérieurement (Dautzenberg et Fischer, 1925, p. 38).

Le golfe du Morbihan apparaît donc comme étant le point le plus septentrional de sa distribution. Les données sur sa biologie, notamment sur sa reproduction dans ce site permettront de mieux comprendre son expansion et, dans une certaine mesure, l'évolution du phénomène.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Environ une centaine de *C. neritea* ont été récoltés mensuellement, de mars 1991 à mars 1992, sur deux estrans de la partie orientale du Golfe du Morbihan (fig. 1) :
(1) une vasière située immédiatement au sud-est de l'île Bailleron, de mars à novembre 1991 (site 1)
(2) la plage de Mousterian (site 2), située à 3 km au nord de Bailleron (décembre 1991-mars 1992).

Ce changement de lieu de récolte a été rendu nécessaire par une forte réduction de la densité de la population dans le premier d'entre eux.

Par ailleurs des données ont été recueillies sur des échantillons provenant de divers points du bassin oriental du golfe, notamment le site 3 (fig.1).

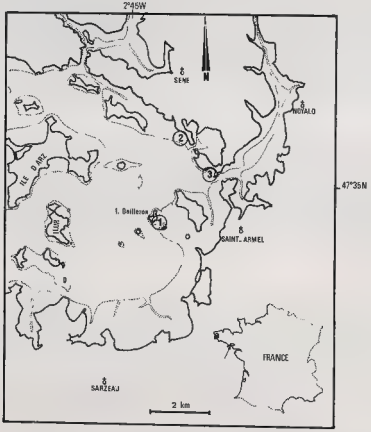


Figure 1. *Cyclope neritea*. Emplacement des sites de prélèvement dans le bassin oriental du Mor-Bihan

Les animaux sont récoltés à vue ou par tamisage du sédiment. Cette dernière technique (tamis de 0.5 mm) a été utilisée pour déterminer la structure de la population de Mousterian. La récolte est ensuite fixée dans du formol à 10% dans l'eau de mer.

La longueur (L) des coquilles est mesurée à l'aide d'un pied à coulisse au dixième de millimètre, elle est prise entre le bord externe du labre et le bord opposé du dernier tour (qui est seul visible à partir d'une taille de 4.4 à 5 mm environ (Kisch, 1950). Les moyennes sont accompagnées de leur écart-type noté "s" et de l'effectif mesuré "n".

Pour la détermination du sexe, la coquille est brisée à l'aide d'une pince et ses fragments séparés des parties molles. Les mâles adultes possèdent un pénis très développé dont la longueur atteint, chez les animaux fixés, environ 60% de la longueur de la coquille (cf fig. 2 A). Les femelles en sont théoriquement dépourvues mais un court appendice peut s'observer dans une proportion plus ou moins importante des individus (pseudohermaphrodisme, cf fig. 2 B).

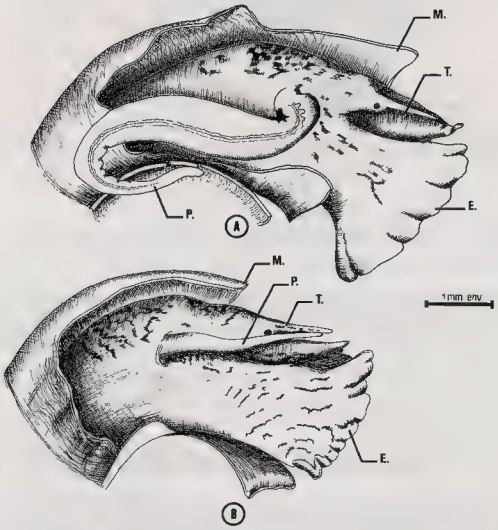


Figure 2. *Cyclope neritea*. Aspect du pénis d'un mâle normal (A) et d'une femelle pseudohermaphrodite (B). E., épipodium; M., manteau; P., pénis; T., tentacule.

L'étendue de la période de reproduction a été déterminée en se basant sur la fréquence des capsules déposées sur les coquilles du *Cyclope* même (fig. 3), ainsi que sur leur présence dans la "glande de la capsule" des femelles. Ces données ont été complétées par la recherche des pontes sur divers supports dans la nature et quelques observations au laboratoire.

La durée du développement intracapsulaire est de 36 jours à 18°C selon Boulhic et Tardy (1986 b), elle est certainement variable en fonction de la température.

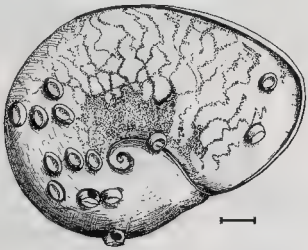


Figure 3. *Cyclope neritea*. Capsules déposées à la partie supérieure d'une coquille. La barre d'échelle représente 1 mm.

RÉSULTATS

Structure de la population

La figure 4 représente la structure de la population de la plage de Moustérian au mois de janvier 1993. Ce graphe fait apparaître que les fréquences de taille se distribuent de manière nettement bimodale en liaison avec l'existence de deux catégories d'individus morphologiquement distincts.

La première, dont la taille est comprise entre 2 et 9 mm, est constituée d'animaux dont le labre a une bordure fine, "tranchante" : il s'agit de juvéniles. La seconde ($7<L<13$ mm) est formée d'individus *bordés*, c'est à dire dont le labre comporte un fort épaississement, ils ont pratiquement terminé leur croissance (Boulhic et Tardy, 1986a) et peuvent donc être appelés adultes au sens propre du terme.

L'effectif des juvéniles (68%) est majoritaire dans la population. Cette catégorie d'individus peut être nettement moins bien représentée en d'autres points du Mor-Bihan.

Sex ratio et taille des individus

Sur un ensemble de 1294 individus dont le sexe a été déterminé, 667 (51.54 %) sont des mâles et 627 (48.45 %) des femelles. Ces deux effectifs ne diffèrent pas significativement ($p<0.05$) de l'égalité.

Le tableau 1 fournit les tailles de deux lots de mâles et de femelles provenant des deux sites prospectés. La taille des femelles est significativement plus élevée que celles des mâles dans les deux cas ($F\ 1/307 = 4.87$ à Moustérian, $p<0.05$; $F\ 1/336 = 6.74$ à Bailleron, $p<0.01$). Les différences sont toutefois extrêmement faibles et ne peuvent servir de base à une détermination du sexe.

La maturité sexuelle est atteinte à des tailles comprises entre les valeurs maximales observées de 7.2 et 13 mm. Toutefois, la taille des adultes varie généralement entre 8 et 12 mm (fig. 4).

Site	Bailleron	Moustérian
n	174	156
L. Coq. Femelles, mm	**10.26**	**10.37**
Ecart type	0.642	0.775
n	144	153
L. Coq. mâles, mm	**10.06**	**10.21**
Ecart type	0.776	0.797

Tableau 1. *Cyclope neritea*. Longueur (L. Coq.) comparée des coquilles de femelles et de mâles provenant des sites 1 (Bailleron) et 2 (Moustérian). n: nombre d'individus.

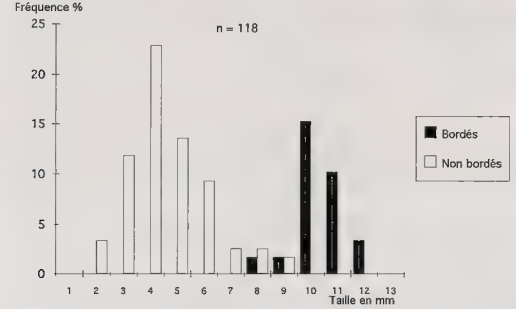


Figure 4. *Cyclope neritea*. Histogramme représentant la structure de la population sur le site 2 (Moustérian), au mois de janvier 1993.

Période de reproduction

La figure 5 représente les résultats obtenus grâce aux récoltes mensuelles de 1991-1992 dans les sites 1 et 2.

Des capsules pleines, déposées à la surface de la coquille de *C. neritea* (fig. 3) s'observent durant la majeure partie de l'année, sauf la fin de l'été et le début de l'automne. Elles sont particulièrement abondantes en avril-mai.

Les capsules ont par ailleurs été observées sur des supports divers, inertes (blocs, galets, grains de sable) ou vivants (coquilles de *Cerastoderma edule, Crepidula fornicata* et *Hydrobia ulvae* principalement)

La courbe de la fréquence des oeufs dans la glande de la capsule des femelles présente un, voire deux, pics printaniers et une période de moindre abondance à la fin de l'été et en automne. La forte dépression observée à Bailleron en 1991, qui coincide avec une raréfaction des individus dans ce secteur n'est pas confirmée par des observations réalisées à Moustérian en automne 1992.

On notera que l'activité reproductrice se maintient de décembre à février, alors que la température de l'eau de mer se situe entre 5 et 10°C.

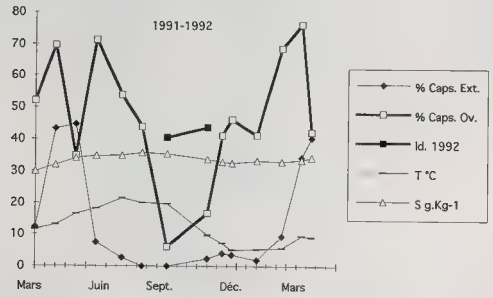


Figure 5 *Cyclope neritea*. Fréquence des capsules ovigères sur les coquille (% Caps. Ext.) et dans la glande de la coquille (% Caps. Ov.) au cours d'un cycle annuel. T : température, S : salinité en grammes par kilogramme. L'écart entre les graduations de l'axe des abcisses est de 2 semaines.

Etat des oeufs dans la glande de la capsule

L'état des oeufs dans la glande de la capsule n'a pas fait l'objet d'un examen systématique pour l'ensemble des récoltes, (des techniques spécifiques seraient d'ailleurs indispensables pour l'analyser précisément), cependant, quelques données méritent d'être rapportées.

Sur un lot de 75 capsules extraites de femelles capturées au mois de mai, 42 (56%) contiennent des oeufs segmentés, présentant de 2 à 8 blastomères (4 macromères, 4 micromères). A la même période, une situation similaire (17 oeufs segmentés sur 22) apparaît dans un lot provenant du sud du bassin oriental du Mor-bihan

Figure 6. *Cyclope neritea*. Aspect de la partie antérieure d'un embryon évolué à l'intérieur d'une capsule provenant du conduit génital d'une femelle. P., pallium; tt., tentacule.

Des récoltes effectuées en novembre (site 3, fig.1) révèlent la présence d'embryons nettement plus évolués, chez lesquels la tête est bien formée, les yeux et les tentacules parfaitement visibles (cf fig. 6).

Ces oeufs ne sont pas définitivement bloqués dans l'oviducte : leur ponte a été observée au laboratoire. Cependant quelques cas d'occlusion des oviductes ont été relevés : dans trois cas le bouchon était constitué de 2 capsules à contenu granuleux appliquées l'une contre l'autre, et, dans deux autres cas, de 5 à 10 capsules aux parois brunies.

Sur un ensemble de 424 capsules observées, 60 (soit 14%) contiennent des oeufs segmentés, dont une dizaine allant de l'état de morula à celui d'embryon de 10 à 15 jours, selon la description de Boulhic et Tardy (1986b).

Rythme de ponte au laboratoire

Le nombre de capsules déposées par des groupes de 50 à 100 individus a été compté hebdomadairement de novembre à juin. En supposant le sex ratio équilibré, on peut estimer que chaque femelle émet, en moyenne, 0.21 capsule par jour en novembre-décembre, 0.70 de janvier à mars et 1.85 en mai-juin.

Le dernier chiffre est confirmé par un lot de 17 femelles isolées qui, à la même époque, ont pondu en 36 jours, en moyenne 70 capsules (s = 38), soit 1.9 capsule/femelle/jour. Seules les femelles bordées produisent des oeufs au laboratoire.

Pseudohermaphrodisme

Sur un lot de 627 femelles, 297 sujets (soit 47.5 %) possèdent un pénis dont le développement, très variable, va de celui d'une simple ébauche en forme de lobe arrondi jusqu'à celle d'un appendice atteignant une longueur de 2 mm environ tel que celui représenté figure 2 B.

DISCUSSION ET CONCLUSION

La reproduction de *Cyclope neritea* est maintenant bien établie dans le golfe du Morbihan. Cette espèce y constitue donc une véritable population féconde, disposant de son propre recrutement, ce qui n'exclut évidemment pas que des apports extérieurs liés aux activités ostréicoles viennent grossir les effectifs existants. Il semble cependant probable que l'impact de ces apports est peu important, compte tenu de la densité (jusqu'à 300 individus au m^2 pour un tamisage sur 0.5 mm, soit une centaine d'individus de plus de 4 mm, sur la plage de Moustérian), de l'extension et de la stabilité de la population qui occupe actuellement la majeure partie du bassin oriental du golfe.

Les structures de population peuvent varier selon les sites de prélèvement dans leur proportions constitutives de juvéniles et d'adultes, cependant, et durant la période hivernale, la présence de deux modes principaux, comme sur la plage de Moustérian, apparaît en général nettement. Ces structures permettent de proposer le cycle vital suivant : les individus nés dans le courant de l'année n constituent, pour l'essentiel,la "cohorte" juvénile, ils se bordent et acquièrent la maturité génitale dans le courant de l'année $n+1$, se reproduisent alors et meurent l'année $n+2$.

Ceci constitue, semble-t-il, un cycle moyen mais, compte tenu de l'étendue de la période de reproduction (à laquelle il faut attribuer, pour partie, les écarts de taille entre juvéniles dans la fig. 4), des fluctuations de l'ordre de plus ou moins six mois par rapport à ce schéma paraissent vraisemblables. Des observations au laboratoire font apparaître en effet que certains individus nés en mai se bordent dès l'automne et participent donc au groupe des adultes. Une analyse plus détaillée de la dynamique de population est en cours, elle devrait apporter des précisions sur les structures observées.

Le sex-ratio est équilibré et, dans la pratique, on peut considérer qu'il n'y a pas de dimorphisme sexuel en ce qui concerne la taille de la coquille.

L'état adulte est atteint pour des tailles variant entre 7,2 et 13 mm, nettement plus faibles que celles observées par Boulhic et Tardy (1986a) en Charentes soit, 10-15.5 mm. Sauriau (1989), dans la même région, fournit 14 mm comme taille maximale.

La reproduction a lieu toute l'année mais présente un net pic printanier et un ralentissement en fin d'été début d'automne. Ce phénomène pourrait correspondre au changement de stock reproducteur (disparition des femelles âgées; début de ponte graduel des femelles de l'année précédente).

La présence de capsules ovigères sur la coquille de *C. neritea* constitue un indice intéressant pour étudier la période de ponte (la même technique a été utilisée par Bachelet et Yacine-Kassab,1987, en ce qui concerne *Hydrobia ulvae* (Pennant)) mais ne paraît cependant pas très fiable dans le cas présent, notamment pour tenter de mesurer l'intensité de l'effort reproducteur, car le choix d'autres supports (éventuellement plus attractifs ?) et l'abrasion, sur les estrans exposés, peuvent biaiser fortement l'information recueillie. La prise en compte des capsules présentes dans le conduit génital femelle corrige partiellement ces inconvénients (fig. 5) mais peut conduire à une surestimation de l'activité reproductrice si elles font l'objet d'une rétention prolongée dans l'oviducte.

Les femelles produisent et déposent des capsules dans le courant de l'hiver à des températures comprises entre 5 et 10 °C. Ceci donne à penser que *C. neritea* pourrait s'établir dans des stations nettement plus septentrionales que le Mor-Bihan, notamment sur la côte nord de la Bretagne, à condition toutefois d'y être transporté car il demeure confiné dans la partie orientale du golfe, donc éloigné de la mer ouverte et il ne possède pas de larve planctonique. Ce confinement démontre que la répartition géographique de cette espèce n'est pas gouvernée uniquement par des paramètres climatiques : des phénomènes de compétition interspécifique ou des exigences écologiques plus fines sont certainement à prendre en considération.

La réduction de la taille des adultes par rapport aux stations charentaises peut être interprétée comme l'indication de contraintes écologiques défavorables mais aussi d'une forte compétition intraspécifique.

Kendall (1987), Kendall et Lewis (1986), Frank (1975, cité par Kendall et Lewis, 1986) font apparaître que la taille de plusieurs prosobranches est densité-dépendante et que, notamment, les populations proches des limites septentrionales des espèces se composent d'individus de grande taille vivant en faible densité. Si cette relation s'applique à *C. neritea*, sa petite taille serait à mettre sur le compte d'une excellente réussite de son implantation dans le Mor-Bihan comme en témoigne la densité observée à Moustérian en particulier.

La segmentation des oeufs dans les voies génitales femelles semble pouvoir être attribuée à deux causes. La première serait un blocage de la ponte provoqué par la récolte à quoi s'ajouterait le fait que les femelles, rétractées dans leurs coquilles, ne mourraient qu'au bout de plusieurs heures dans le fixateur. Celà permettrait à l'oeuf de subir ses premières divisions : le stade 4 blastomères est en effet atteint au bout d'une dizaine d'heures à 18°C (Boulhic et Tardy 1986b). Cet artéfact témoignerait d'un grande résistance de *C. neritea* vis-à-vis d'un environnement particulièrement agressif.

Dans cette première hypothèse, la proportion des oeufs segmentés devrait être relativement homogène dans nos récoltes, tel n'est pas le cas et il semblerait que les femelles puissent retenir leurs oeufs durant quelques heures jusqu'à ce qu'elles trouvent, par exemple, un support de ponte favorable.

En ce qui concerne les embryons avancés, ils correspondent à des fins de série d'émission d'oeufs, éventuellement provoquées par le froid (cas les plus avancés observés en décembre) ou par la sénescence (cas observés en mai).

La rétention des oeufs ne semble avoir aucun rapport avec le pseudohermaphrodisme. les cas les plus avancés paraissent susceptibles de constituer une étape vers l'acquisition de l'ovoviviparité.

L'existence du pseudohermaphrodisme permet d'ajouter *C. neritea* à la liste, établie par Fioroni *et al.* (1990), des 51 espèces de prosobranches manifestant ce phénomène. Son étude plus détaillée, actuellement en cours, devrait apporter d'intéressantes indications sur l'état de contamination des eaux et des sédiments du golfe par le tributylétain et d'autres agents impliqués dans son déterminisme.

BIBLIOGRAPHIE

Bachelet G. & Yacine-Kassab M., 1987. Intégration de la phase post-recrutée dans la dynamique des populations du gastéropode intertidal *Hydobia ulvae* (Pennant). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **111** : 37-60.

Boulhic M. & Tardy J., 1986a. *Cyclope neritea* (Linné, 1758) : Gastéropode prosobranche nouvellement implanté sur les côtes de Charente-Maritime; éthologie, structure de la population. *Haliotis*, **15** : 41-49.

Boulhic M. & Tardy J., 1986b. Ponte, développement larvaire et éthologie des juvéniles de *Cyclope neritea* (Linné, 1758). *Haliotis*, **15** :51-58.

Dautzenberg P. & Fischer P.H., 1925. Les Mollusques marins du Finistère et en particulier de la région de Roscoff. *Travaux de la Station Biologique de Roscoff*, **3** : 1-180.

Fioroni P., Oehlmann J. & Stroben E., 1990. Le pseudohermaphrodisme chez les prosobranches, analyse morphologique et histologique. *Vie et Milieu*, **40**(1) : 45-56.

Kendall M.A., 1987. The age and size structure of some northern populations of the trochid gastropod *Monodonta lineata*. *Journal of Molluscan Studies*, **53** : 213-222.

Kendall M.A. & Lewis J.R., 1986. Temporal and spatial patterns in the recruitment of *Gibbula umbilicalis*. *Hydrobiologia*, **142** : 15-22.

Kisch B.S., 1950. Growth stages of *Cyclope neritea* (L.). *Journal of Conchyology*, **23** :108.

Le Roux A., Mahéo R. & Daguzan J., 1988. Présence et particularités écologiques de *Cyclope neritea* (Linné, 1758) (Gastéropode prosobranche) dans le golfe du Morbihan. *Haliotis* **18** : 310.

Pigeot J., 1988. Présence du gastéropode nassaridé *Cyclope neritea* (Linné, 1758) dans le bassin de Marennes-Oléron. *Annales de la Société des Sciences Naturelles de Charente-Maritime*. **7** : 717-719.

Sauriau P.G., 1989. *Cyclope neritea* (Linné, 1758) dans le bassin de Marennes-Oléron. Bilan des observations de 1984 à 1986. *Annales de la Société des Sciences Naturelles de Charente-Maritime*, **7**(8): 885-1004.

Sauriau P.G., 1991. Spread of *Cyclope neritea* (Mollusca : Gastropoda) along the north-eastern Atlantic coasts in relation to oyster culture and to climatic fluctuations. *Marine Biology*, **109** : 299-309.

Tardy J., Gaillard J. & Porteres G., 1985. *Cyclope neritea*, une espèce de Gastéropode Nassaridé nouvelle pour la côte du centre-ouest atlantique de France. *Annales de la Société des Sciences Naturelles de Charente-Maritime*, **7**(3) : 391-396.

Haliotis **23** : 61-69 (1994) Société Française de Malacologie

Stratégie de reproduction de l'huître *Saccostrea cucullata* (Born) à l'Ile Maurice. Comparaison avec d'autres secteurs de l'aire de répartition

Pierre LUBET [1] *et Claudine ALLARAKH* [1]

ABSTRACT

Reproductive strategy of the oyster *Saccostrea cucullata* (Born) from Mauritius. Comparison with other areas of the geographic range

Natural populations of *Saccostrea cucullata* from Mauritius are present in the lagoon and mangroves. This oyster has been cultivated in farm (Melville). The sexual activity is spread throughout the year but stops from April to June. After this rest stage, the gonad restauration occurs from July to August, animals reaching maturity in October. The major spawning for recruitment has been observed at the beginning of summer (December-January) during the rainy season. Partial spawnings arise from February to April when gonad becomes reduced and glycogen is stored in the conjonctive tissue. The comparison with populations from Madagascar, Queensland, Western Coast of India have shown strong similarities in reproductive stategies, gametogenesis being stopped by high temperatures and the major spawnings occuring during the rainy season.

RÉSUMÉ

Saccostrea cucullata forme des populations naturelles dans le lagon et les mangroves de l'île; elle a fait l'objet d'une petite culture (Melville). Le cycle sexuel, très étalé dans l'année, présente une période d'arrêt automnal (avril à juin). La restauration des gonades débute en hiver (juillet-août), la maturité étant atteinte dès la fin octobre. Les pontes principales assurant le recrutement ont lieu au début de l'été (décembre-janvier) au moment des plus fortes pluies. Des émissions partielles de faible importance s'étalent jusqu'en avril, alors que l'activité de la gonade se réduit progressivement et que le glycogène s'accumule dans les cellules vésiculeuses. La comparaison avec d'autres populations de l'aire de répartition (Madagascar, Queensland, côte ouest de l'Inde) révèle une grande similitude dans les stratégies de reproduction, les températures élevées inhibant les gamétogénèses et les pontes principales correspondant aux périodes de fortes pluies.

L'huître creuse, *Saccostrea cucullata* (Born, 1778) occupe une vaste aire de répartition en zone tropicale, en particulier dans l'océan Indien : Afrique du Sud, Comores, Madagascar, Seychelles, Mascareignes, Inde. Très polymorphe, elle présente de nombreux écophénotypes. Thompson (1954) et Stenzel (1971) rapportent à cette espèce *S. cucculata echinata* (Quoy & Gaimard, 1835) qui se rencontre dans l'Océan Pacifique sur les côtes de l'Australie (Queensland), en Nouvelle Calédonie et en Nouvelle Guinée. Enfin Poutiers (1993) a suggéré que la "rock oyster" des côtes de l'Australie du

[1] Equipe de Biologie et Biotechnologies Marines - I.B.B.A. - Université de Caen-Basse-Normandie F. 14032 Caen cedex

Sud-Est, *S. commercialis* (Iredale & Roughley, 1933), pourrait être une variété ex-forma de *S. cucullata*.

Au cours de plusieurs missions à l'Ile Maurice pour promouvoir l'ostréiculture en 1958-1960 puis pendant un séjour effectué en 1980-1981, il nous a été possible d'étudier les séquences et les modalités de la reproduction d'huîtres de populations naturelles ou d'élevage (Barachois de Melville). Il nous a paru intéressant de discuter ces résultats dans le cadre de nos connaissances sur les stratégies de reproduction des bivalves (Lubet et Mann, 1987).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Populations et prélèvements

Les populations naturelles de *S. cucullata* sont bien représentées sur la côte est de l'île qui offre une vaste extension du lagon et des mangroves, bien que les aménagements touristiques aient largement réduit ce domaine. Cette huître se rencontre dans l'étage médio-littoral (Baissac *et al.*, 1962), sur des substrats très variés : débris coquilliers, galets, rochers, racines de palétuviers. Les plus fortes densités sont observées dans des eaux légèrement dessalées (25 à 30 p.m.) bien que cette espèce puisse être récoltée dans des zones franchement marines ou même très saumâtres (7 à 10 p.m.). Nagabhushanan et Bidarkar (1975) ont montré que ces huîtres supportaient sur les côtes ouest de l'Inde et pendant la mousson, des salinités inférieures de 8 p.m. pouvant occasionnellement descendre à 2,5 p.m. alors que les maxima de filtration étaient expérimentalement observés pour 28 à 33 p.m. à une température de 30°C.

Les huîtres ont été prélevées au cours de plusieurs cycles annuels sur l'ensemble du littoral ou dans des barachois où se pratique l'ostréiculture (Melville). Au niveau des stations naturelles, la dynamique des populations avait été préalablement étudiée (Lubet, 1960). Des collecteurs ont été posés pendant la saison de reproduction dans différentes stations et dans les barachois.

Histologie quantitative

Des échantillons mensuels de quelques jeunes huîtres et d'une vingtaine d'huîtres de deux ans ou plus ont été fixés au Bouin alcoolique, inclus à la paraffine et coupés à 5 µm perpendiculairement à l'axe antéro-postérieur. Les coupes ont été colorées au trichrome de Prenant-Gabe et la détection du glycogène effectuée après traitement au PAS et contrôle à l'amylase de salivaire.

Le comptage des différents types de cellules germinales a été réalisée en utilisant la méthode stéréologique de Weibel *et al.* (1966) adaptée aux bivalves par Lowe *et al.* (1982). Nous avons repris la technique déjà utilisée (Lubet *et al.* 1991) pour *Pecten maximus* (Linné, 1758). Chez les femelles, le pourcentage des jeunes ovocytes (d < 50 µ), celui des ovocytes âgés (d > 50 µ) ou atrétiques a été exprimé en fonction de la population totale d'ovocytes estimée après comptage d'un millier de cellules. Le taux de restauration (TR) est le pourcentage des ovogonies et des ovocytes en prophase de méiose par rapport à l'ensemble des cellules germinales.

Pour les mâles, l'ensemble des spermatogénèses et spermatocytes I et II est dénombré par champ, le TR étant le nombre moyen de ces cellules après examen de cinq champs.

L'état de développement de la gonade a été exprimé par l'indice gonadique (IG) calculé après examen de coupes sériées permettant d'estimer la surface relative occupée par le tissu de réserve et la gonade :

$$IG = \frac{\text{Surface de la gonade} \times 100}{\text{Surfaces gonade + t. de réserve}}$$

La même méthode permet de suivre l'évolution du tissu de réserve. Faute d'avoir pu effectuer des dosages sur ce matériel, nous avons estimé la répartition du glycogène dans ce tissu par comptage des cellules vésiculeuses vides ou pleines :

$$VG = \frac{\text{Cellules pleines x 100}}{\text{Somme des cellules comptées}}$$

RESULTATS

Sexualisation et sex-ratio

La sexualisation est très rapide. Les individus récoltés sur collecteurs, âgés au plus de six mois présentent déjà une gonade en cours de développement. Un hermaphrodisme de type juvénile existe chez beaucoup d'animaux, avec de jeunes ovocytes dans les tubules gonadiques où se déroule la spermatogénèse. Les huîtres d'un an sont aptes à se reproduire.

En 1958 et 1959, l'examen de plus d'un millier d'huîtres âgées de 2 ans et plus, en provenance des stations naturelles de la côte est et prélevées pendant la période de maturité sexuelle a permis de calculer le *taux de masculinité* ($\delta \times 100/ \delta + \varphi$). Il se situe autour de 50 % pour les différentes stations, avec une valeur moyenne de 48,7 ± 3,1 ce qui traduit une égalité d'effectif entre les sexes.

Toutefois, l'étude histologique a montré l'existence d'inversions sexuelles probables, la plus fréquente observée (octobre et mars) étant le début de l'ovogénèse chez des individus achevant la spermatogénèse.

Cycle sexuel annuel

L'*indice gonadique* (IG, fig. 1), chez les mâles comme chez les femelles, présente des valeurs trés basses de mai à août, pendant l'automne et le début de l'hiver austral. Cette période est caractérisée par les plus basses températures des eaux (22 à 24°C), par de faibles précipitations et par les salinités les plus élevées (28 à 30 p.m.). L'IG s'élève progressivement d'août à la fin novembre (où il atteint sa valeur maximale), saison correspondant à la fin de l'hiver et au printemps, avec augmentation des températures (25-28°C), de la pluviosité et chute des salinités. Il décroît ensuite de façon irrégulière en décembre et janvier (pontes ou spermiation) puis pendant le reste de l'été austral où les températures sont les plus élevées (> 29°C) et les pluies très abondantes (salinités de 16 à 20 p.m.).

Les valeurs du *taux de restauration* (TR, fig. 2) augmentent d'août à octobre puis diminuent et sont minimales au moment de la maturité (novembre-décembre). Après les importantes émissions de gamètes de décembre-janvier, le TR s'élève à nouveau de façon irrégulière ce qui laisse supposer l'existence de restaurations partielles suivies de pontes ou de spermiations de fin janvier au début d'avril. Les valeurs du TR sont pratiquement nulles de mai à fin juillet.

Histologie (fig. 3)

Il faut d'abord noter que les examens histologiques n'ont pas montré de différences entre les séquences et les modalités des cycles sexuels annuels étudiés en 1958-1959 et en 1980-81, aussi bien pour les huîtres des populations naturelles que pour celles élevées dans les barachois.

Femelles : d'août à novembre où s'effectue la restauration de la gonade, il existe un synchronisme entre l'évolution de la lignée germinale des animaux d'une même population. La maturité sexuelle est atteinte fin octobre ou début novembre, mais des pontes massives ont été détectées, suivant les années, entre décembre et janvier. Une restauration suit immédiatement, de janvier à mai. L'évolution des gamétogénèses est alors asynchrone aussi bien entre les individus d'une même station qu'à l'intérieur d'une même gonade où l'on observe suivant les régions, des stades différents de l'ovogénèse et même des images de pontes partielles ou d'atrésie ovocytaire.

Le volume de la gonade se réduit alors que le nombre d'ovocytes atrétiques et en lyse augmente : l'ovogénèse s'arrête progressivement à partir de mars. En mai, la gonade n'est plus représentée que par des tubules comprimés dans le tissu de réserve et renfermant des files de gonocytes. Cette période

de repos sexuel affecte plus de 85 % des huîtres de mai à juillet, bien que quelques animaux gardent une faible activité sexuelle.

Mâles : le cycle annuel de reproduction est superposable à celui des femelles, des spermiations massives ayant été observées pendant la principale période de ponte (décembre-janvier). Les restaurations qui suivent sont plus nettes et plus synchrones que chez les femelles, des spermiations importantes ayant été observées en février et mars.

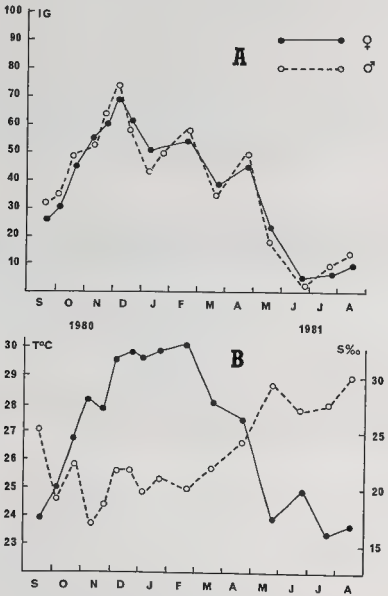


Figure 1. A : Variations annuelles de l'Index gonadique (IG) - 1980-1981 - Melville.
B: Variations annuelles des températures et salinités - 1980-1981 - Melville.

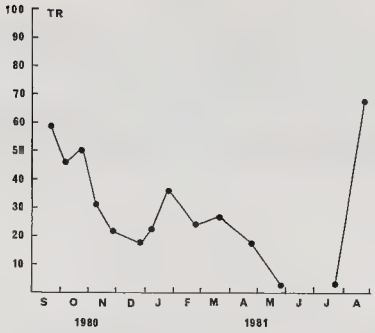


Figure 2. Variations annuelles du taux de restauration de la gonade femelle (TR) - 1980-1981 - Melville.

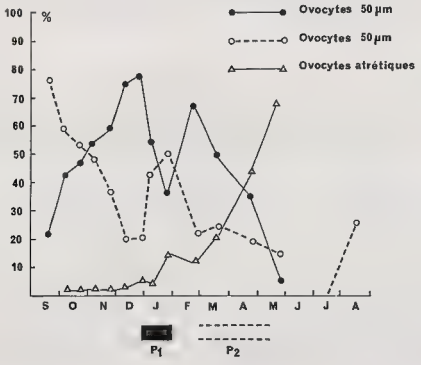


Figure 3. Dynamique de populations d'ovocytes dans la gonade femelle - 1980-1981 - Melville.

Recrutement

L'application des méthodes stéréologiques a permis de calculer le volume théorique des gonades à partir d'une vingtaine d'individus âgés de 2 ans et plus. L'estimation de la fécondité probable donne des valeurs comprises entre 9 et 17 x 10^6 ovocytes au moment de la maturité qui précède la ponte principale, ce qui reste faible si l'on compare avec les résultats obtenus (Lubet, 1991) pour *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) et *C. virginica* (Gmelin, 1791).

La pose de collecteurs variés (tuiles chaulées, chapelets de coquilles, barres) a été effectuée systématiquement en de nombreuses stations et de façon échelonnée de novembre à mars (Lubet, 1960). Les résultats ne diffèrent pas des observations effectuées en 1980-81 dans le barachois de Melville. Les fixations assurant le recrutement proviennent essentiellement des pontes de décembre-janvier. Ces émissions passées, le recrutement dévient aléatoire, toujours faible ou nul.

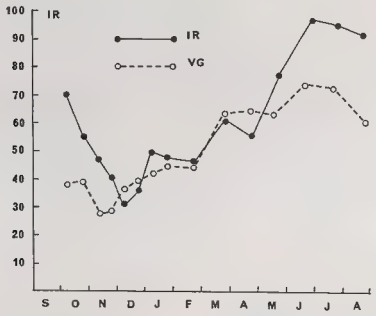


Figure 4. Variations annuelles du tissu de réserve-1980-81-Melville (IR : index de réserve, VG = % des cellules renfermant du glycogène).

Tissu de réserve

Le tissu de réserve vésiculeux et la gonade, mâle ou femelle, évoluent en sens opposé (fig. 4), sa plus grande extension correspondant à la fin du cycle de reproduction et à la période de repos sexuel (automne et hiver austral). C'est aussi la saison pendant laquelle on observe le plus grand nombre de cellules renfermant du glycogène.

Ce constituant disparaît progressivement pendant la reprise de l'activité sexuelle. Après les pontes de décembre-janvier, le nombre de cellules renfermant du glycogène histochimiquement décelable augmente pour atteindre un maxima en mars.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Cycle sexuel annuel

Les séquences et les modalités du cycle sexuel annuel de *Saccostrea cucullata* présentent à l'Ile Maurice de trés grandes similitudes avec celles décrites par Rabesandratana (1982) à Tuléar (Madagascar) où l'on trouve des huîtres mûres presque toute l'année avec un maximum entre octobre et février. Plus de 80 % des individus sont "vides" de mars à mai et l'activité génitale reprend en juillet. Des pontes importantes donnant de bonnes fixations ont été repérées de fin novembre à janvier mais les larves sont présentes d'octobre à février.

Saccostrea cucullata echinata et *S. commercialis* du Queensland montrent également un cycle sexuel trés étalé dans l'année (Anon, 1979 ; Potter, 1984), la période de maturité allant de novembre à avril, avec de très fortes pontes en décembre bien que des émissions aient aussi lieu en février. Ces séquences et ces modalités sont très proches de celles observées aux Mascareignes, les pontes du début de l'été coincidant aussi avec de trés fortes pluies.

Sur les côtes ouest de l'Inde, Bidarkar (1975) a montré que la ponte s'effectuait d'octobre à décembre, pendant la période qui suit la mousson, pour des températures de l'ordre de 27-29°C et des salinités 18 à 20 p.m. ce qui est similaire à ce que nous avons noté pour les émissions principales à l'Ile Maurice. Pontes et spermiations majeures sont aussi suivies de restaurations partielles avec une augmentation importante de l'atrésie ovocytaire (janvier-mars) puis d'une brève période de repos sexuel (t° 22-26°C, S = 31 à 32 p.m.). Le début de la saison printanière (mars-mai), caractérisé par l'augmentation des températures et des salinités, correspond à la reprise des gamétogénèses. La maturité sexuelle est atteinte au début de la mousson, mais pontes ou spermiations sont différées et ne s'effectuent que pendant la saison qui suit la mousson. On constate en effet, pendant la mousson de très importantes chutes de salinité (< 10 p.m.).

Stephen (1980) a effectué des observations similaires sur *Crassostrea madrasensis* (Preston, 1916) où les pontes les plus fortes coincident avec les chutes de salinité du début de la mousson, et les plus étalées correspondent à la post-mousson. Les réserves (glycogène) sont ici accumulées pendant la période d'inactivité sexuelle (mousson).

Pontes et recrutement

Le cycle sexuel annuel de nombreuses espèces tropicales a été décrit comme pratiquement continu, dans les zones de relative stabilité thermique et saline (Lubet et Mann, 1987 ; Lefort, 1991).

Les travaux récents des auteurs sur les bivalves tropicaux (Grotta et Lunetta, 1982 ; Thielly, 1993) montrent toutefois que, dans la plupart des cas, la reproduction soutenant le recrutement n'est pas étalée dans l'année mais limitée à quelques périodes bien définies. On est alors tenté de relier ces pontes ou spermiations à des variations temporelles des facteurs ambiants.

S. cucullata présente effectivement dans les différentes régions étudiées de son aire de répartition, un cycle sexuel trés étalé dans l'année mais aussi une période relativement courte assurant le recrutement. Les brusques chutes de salinité de la mousson ne provoquent pas d'émissions majeures, les pontes importantes étant observées au cours de la "post-mousson" pendant une période d'augmentation de la productivité primaire (Bidarkar, 1975). A l'Ile Maurice et à Madagascar, les pontes se produisent au début de la saison des pluies, alors que les températures augmentent mais que les salinités baissent et que l'on constate une forte augmentation de la turbidité et la présence de "blooms" algaux dans les barachois.

Compte tenu de la diversité des situations, il est difficile de relier le déclenchement de la ponte ou de la spermiation à des changements de la température et (ou) de la salinité, encore que des variations brusques de ces paramètres aient un effet stimulant (Lubet, 1959). Il est aussi possible, comme l'ont montré Starr *et al.* (1990) que des substances émises par le phytoplancton et pouvant agir seules, ou en synergie avec les stress précédents, puissent induire la ponte ou la spermiation.

L'abondance du phytoplancton permettrait une bonne évolution des larves et assurerait ainsi les meilleures fixations qui se produiraient pendant une période relativement courte.

A l'Ile Maurice, la fécondité assez faible de *S. cucullata* pourrait être due à une compétition énergétique entre l'effort de reproduction et la croissance qui est assez constante au cours de l'année du fait de températures toujours favorables. Néanmois, il a été montré que cette croissance n'est pas importante (Lubet, 1960 ; Rabesandranata, 1982) et toujours inférieure à celle que l'on obtient avec *Crassostrea gigas* dans les exploitations ostréicoles en région tempérée. Ceci pourrait être dû à une plus faible productivité primaire en milieu tropical. Lefort (1991) a noté des comportements similaires chez trois espèces de Pectinidés des lagons de Nouvelle-Calédonie. La réduction progressive de l'activité génitale pourrait être le fait de déséquilibre énergétique. Cela paraît peu vraisemblable car cette période et le début du repos sexuel correspondent au développement du tissu de réserve, pendant la fin de la saison des pluies où il est probable que la production primaire est plus élevée. Il est possible que les températures de l'ordre de 30°C inhibent alors puis stoppent le cycle sexuel, comme cela a été signalé pour de nombreuses espèces (revue *in* Lubet et Mann 1987) et récemment par Thielley (1993) pour *Pinctada margaritifera* (Linné, 1758) des Tuamotou. Pendant cette période on observe effectivement une très forte atrésie et lyse ovocytaire.

En conclusion, bien qu'il soit admis que les espèces tropicales aient une reproduction très étalée dans l'année, cette étude montre, comme pour les huîtres des régions tempérées, que la saison assurant le recrutement de *Saccostrea cucullata* est relativement brève et fonction des facteurs locaux de l'environnement. Parmi ces derniers, les températures les plus élevées ou les basses salinités inhiberaient le cycle sexuel pendant une partie de l'année. Les précipitations et les eaux telluriques favorisent la productivité primaire dans le lagon permettant ainsi la stimulation des pontes ou des spermiations, le développement des larves et l'alimentation des adultes dont dépend l'équilibre énergétique entre la reproduction et la croissance.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à exprimer notre vive reconnaissance à MM. Coicaud, pionniers de l'ostréiculture à l'Ile Maurice.

RÉFÉRENCES

Anon R., 1979. Palm Island oyster farm ready for commercial production. *Australian Fisheries* **38** (9) : 56-97.

Awati P. & Rai H.S., 1931. *Ostrea cucullata* (The Bombay Oyster). *Indian Zoological Memoirs*, **3** : 1-107.

Baissac J. de B., Lubet P. & Michel C.M., 1962. Les biocoenoses benthiques littorales de l'Ile Maurice. *Revue des Travaux de la Station marine d'Endoume*, **39** (Bull. 25) : 253-291.

Bidarkar D.S., 1975. Some aspects of the biology of the India Oyster *Crassostrea cucullata*. *Ph.D., University of Ratnagiri* : 1-126.

Grotta M. & Lunetta J.E., 1982. Reproductive physiological variation of *Anomalocardia brasiliana*. *Revista Nordestina de Biologia*, **5** (1) : 21-28.

Lefort Y., 1991. Etude des populations de Pectinidés du lagon sud-ouest de la Nouvelle Calédonie. *Thèse Doctorat, Université Bordeaux I* : 1-234.

Lowe D.N., Moore M N. & Bayne B.L., 1982. Aspects of gametogenesis in the Manne Mussel *Mytilus edulis* L. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **62** : 133-145.

Lubet P., 1960. Rapport sur les huîtres et l'ostréiculture à l'Ile Maurice. *Fish Mauritius Rep.* : 1-56.

Lubet P., 1986. Reproductive strategies of Bivalve molluscs. *In:* Advances ininvertebrate reproduction (Porchet, Andries & Dhainaut Ed.). Elsevier : 401-408.

Lubet P. & Mann R., 1987. Les différentes modalités de la reproduction chez les mollusques bivalves, *Haliotis*, **16** : 181-195.

Lubet P., Faveris R., Besnard J.Y., Robbins Y. & Duval P., 1991. Annual reproductive cycle and recruitment of the scallop *Pecten maximus*(L.) from the bay of Seine. *World Aquaculture workshop* : Scallop biology and culture (S. Shumway & A. Sandifer ed.), **1** : 87-94.

Nagabhushanam R. and Bidarkar D.S., 1975. Adaptations of the common rock oyster, *Crassostrea cucculata* to low salinities at Ratnagiri. *Bulletin of the Department of Marine Science, University of Cochin*, **7** (2) : 409-417.

Narchi W., 1976. Ciclo annual da gametogenese de *Anomalocardia brasiliana* (Gm.) Moll. Bivalvia. *Boletim de Zoologia*, Universidade de São Paulo, **1** : 331-350

Potter M.A. 1984., Selection of areas for commercial collection of spat of the Sydney rock oyster *Saccostrea commercialis*, in subtropical Moreton Bay, Australia. *Queensland Journal of Agriculture and Animal Science*, **41** (2) : 125-134.

Poutiers J.M., 1993. *Révision des Mollusques d'interêt commercial.* Mémoire F.A.O.

Rabesandratana H.D. 1982. Sur les huîtres de la région de Tuléar. Madagascar. *Vie marine*, **4** : 7-23.

Starr M., Himmelman J.H. & Therriault J.C., 1990. Direct coupling of marine invertebrate spawning with phytoplankton blooms. *Science*, **247** : 1071-1074.

Stenzel H.B. 1971. Oysters In : *Treatise of Invertebrate Paleontology.* (R.C. Moore ed.). *Geological Society of America* **3** (3).

Stephen D., 1980. The reproductive biology of the Indian oyster *Crassostrea madrasensis* (Preston), I. gametogenic pattern and salinity. *Aquaculture*, **21** : 193-146.

Thielley M., 1993. Etude cytologique de la gamétogénèse, de la sex-ratio et du cycle de reproduction chez l'huître perlière *Pinctada margaritifera*. Comparaison avec le cycle de *P maculata* . *Thèse Doctorat, Université Française du Pacifique* : 1-240.

Thomson J.M., 1954. The genera of oysters and the australian species. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **5** : 132-168.

Weible E R., Kister G.H. & Scherle W.F., 1966. Practical stereological method for morphometric cytology. *Journal of Cell Biology*, **30** : 23-38.

Haliotis 23 : 71-86 (1994) Société Française de Malacologie

Combined effects of temperature-salinity on larval survival of the Eastern oyster *Crassostrea virginica* in the Maryland portion of the Chesapeake Bay (U.S.A.)

Philippe GOULLETQUER [1], Maurice HÉRAL [2] et Jean PROU [2]*

ABSTRACT

Oyster landings in the Maryland portion of the Chesapeake Bay have declined by more than 50-fold since the early part of the century, despite intensive management efforts. The annual shell repletion program is the most critical programmatic element to effect recovery of the ailing Eastern oyster *Crassotrea virginica* stock and fishery. The overall efficacy of shell repletion management depends primarily on the success of spat settlement on the planted shell, and furthermore on their survival rate. The Operations Research techniques and mathematical programming developed by Rothschild *et al.* (1991) attempt to maximize spat recruitment to the oyster stock subject to a series of operational constraints. Allocation and timing of shell deployment are the most critical issues. To be truly efficient, this approach should incorporate the principal biological constraints affecting oyster production. A modelling approach is proposed to consider the spatial and temporal distribution of temperature - salinity over the Maryland portion of the Chesapeake Bay. We defined three models according to geographic regions in the Bay (i.e., Upper, Middle, Lower Bay) to characterize the specific pattern of potential larval survivorship. Stations located in Lower Bay on both Eastern and Western shores show the highest potential for larval survivorship. Higher percentages, also maxima, are reached earlier in the season and last longer at southern locations. The sharp ascending phase in survivorship in May-June tends to decline with increasing latitude in the Lower Bay region. Mid-Bay locations rarely reached the 100% of larval survivorship and maxima are reached later in the season than at southern locations. Descending phase is similar on both Lower and Mid-Bay regions with a sharp decline in September. In Upper-Bay, Eastern locations are more favorable than Western areas. Larval survivorship on oyster bars located north from the Chesapeake Bay Bridge is particularly low with a 45% maximum. These areas are unlikely self-sustainable in spat recruitment and probably rely on episodic transport of older larvae from southern areas.

Then, recommendations are proposed to maximize the yield of the current shell and sanctuary programs, and also to define the future research priorities. Modelling streamflow into Chesapeake Bay would likely allow salinity prediction so as to determine optimum sites and timing for shell planting on a yearly basis. Stock assessment and larval monitoring are also strongly recommended to maximize the current management cost-effectiveness.

[1] University of Maryland, Chesapeake Biological Laboratory, CEES, Box 38, Solomons, MD 20688, USA.
* Present address. IFREMER, Aquaculture Research Laboratory, B.P. 32, 14520 Port-en-Bessin, France.

[2] Institut Francais de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER), Laboratoire Ecosystèmes Conchylicoles (LEC), BP 133, 17390 La Tremblade, France.

INTRODUCTION

The Eastern oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791) population in the Maryland portion of Chesapeake Bay has declined from 15 million bushels in 1884 to about 300,000 bushels in 1992 (Figure 1). Rothschild *et al.* (1992) show that the long-term decline of oysters largely results from habitat loss associated with intense fishing pressure early in the century, and stock overfishing early in the century through recent times (Figure 2). The oyster population is currently at historically low level of spawning stock biomass. The decline is also thought to have affected the biota and chemistry of Chesapeake Bay thereby altering its ecological structure (EPA, 1983; Kemp and Boynton, 1984; Newell, 1988).

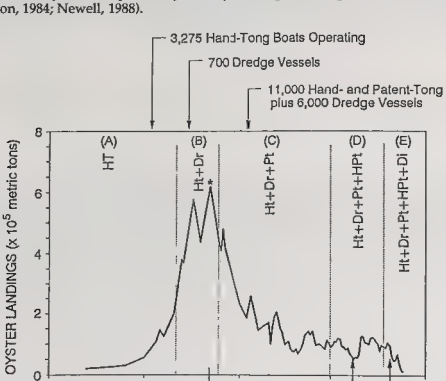


Figure 1. Time series of Maryland oyster landings. The panel segments show corresponding evolution of oyster fishing gears: (A) use of hand-tongs (Ht); (B) introduction of dredges (Dr) (note peak in production occured in 1884); (C) introduction of patent-tongs (Pt) which corresponds with the beginning of the catch decline; (D) introduction of the hydraulic patent-tongs (Hpt) in 1950; (E) the addition of diver harvesting (Di) in 1980. One Maryland bushel equals 0.041 metric ton (from Rothschild *et al.*, 1994).

To effect some habitat replacement and support commercial landings, the Maryland Department of Natural Resources has for years been operating a shell repletion program. The repletion strategy consists on two components: (1) placing shell cultch on depleted oyster bars to provide suitable habitat for oyster spat settlement; and (2) transplanting spat into areas to improve growth and survivorship. Although shell repletion and seed transplanting programs are efficient to sustain locally the oyster population, the program has not reversed the historical landings trends (Abbe, 1987; Kennedy, 1989). Rothschild *et al.* (1990, 1991) have demonstrated that the program cost-effectiveness can be improved using operations research (LP model) and system analysis techniques to optimize shell allocation and oyster production. However, one of the key

element of this model is based upon the "attractiveness" index for each bar. This measure relies on historical data and should be updated with regards to the recent and drastic environmental and oyster population changes.

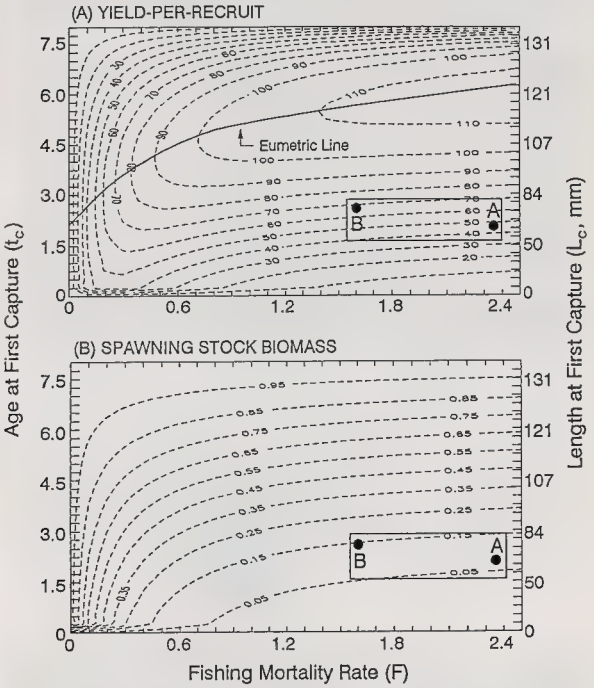


Figure 2. Yield-per-recruit isopleths expressed as a function of fishing mortality rate F and age of first capture tc for the Chesapeake Bay oyster stock (A≈1900, B≈1990 fishery position) (from Rothschild *et al.*, 1994).

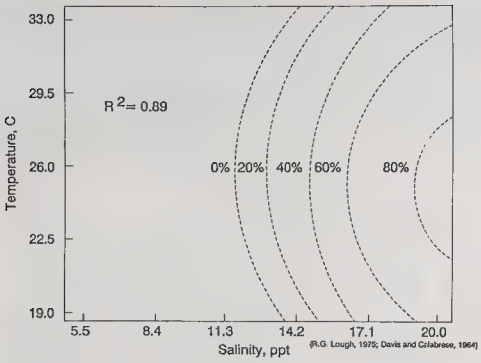


Figure 3. Percent larval survivorship of *Crassostrea virginica* function of temperature and salinity after 2 days of development (Lough, 1975).

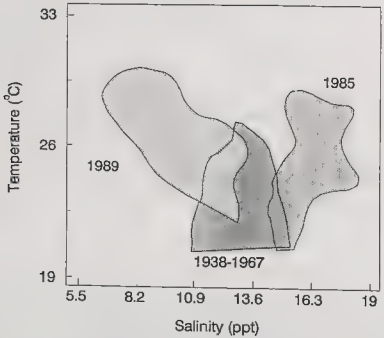


Figure 4. Comparison of salinity - temperature distributions at the CBL pier monitoring station, middle reach of Chesapeake Bay, in 1985, 1989 and an average based on 30 years.

Currently, no spatial and temporal constraints are considered by the shell repletion program to maximize the yield and no permanent habitat restoration allows a permanent recovery. Although aiming to limit diseases effects, the long term impact on local oyster population of transplanting operations, consisting on moving spat from southern to northern areas has not yet been assessed, particularly regarding the spawning stock biomass efficacy. The program aims specifically to sustain commercial landings, limiting the effect on permanent oyster population recovery.

To complement the shell repletion program, the Maryland Department of Natural resources has developed since 1986 a sanctuary program consisting of "off-limit" areas. Although limited to 357 acres, less than 1% of the official total bar acreage, sanctuary areas might be particularly efficient to restore oyster population if locations are appropriate and suitable habitat provided for massive spat settlement. Consequently, efficacy of current selected areas for oyster rehabilitation must be demonstrated. In fact, sanctuaries, mostly located in Upper and Mid-Bay, were not selected so that environmental conditions would maximize reproduction. Thus, they might be of limited efficacy even though planted with oyster shell and seed through the shell repletion program.

Therefore it appears critical to improve and complement both the shell repletion and the sanctuary programs to maximize the management yield while sustaining a long-term recovery. To begin to address the issue, a comprehensive plan has been proposed incorporating the fishery and oyster population management (Rothschild *et al.*, 1990). Four programs were defined involving (1) fishery management, (2) shell repletion program, (3) sanctuaries, and (4) habitat rehabilitation. This study aims to provide quantitative information on bio-physical constraints affecting the shell repletion program efficacy as well as optimum sanctuaries distribution.

Extensive literature reviewed qualitatively habitat oyster requirements and experimentally, factors limiting oyster recruitment (Davis and Calabrese, 1964; Lough, 1975; Abbe, 1986; Kennedy, 1991). While the effect of climatic factors on shellfish population dynamics is widely recognized, only few studies established quantitative relationships between those factors and shellfish recruitment. Ulanowicz *et al.* (1980) regressed spat density against environmental variables in Chesapeake Bay using stepwise multiple regression. Twenty-one percent of the variation was explained by a positive correlation with the cumulative excess salinity. This was in agreement with the notion that spawning seasons with higher salinities tend to be more productive of spat. However, this approach was flawed by underlying assumptions and the variables considered (e.g., spat density estimates). By way of example, environmental variables from the extensive CBL data set were considered as representative of Chesapeake Bay. Its use for management purpose was limited since no spatial variability was considered.

Using a different approach, we also have shown that salinity level is critical for larval survivorship and sufficient to explain the recent 1985 and 1989 yields (Rothschild *et al.*, 1991) (Figures 3, 4). However, our approach used also the CBL data set without spatial variability consideration. We now intend to consider this spatio-temporal variability of salinity-temperature distribution to describe the potential larval survivorship among geographical regions.

MATERIAL AND METHODS

Larval Survivorship in 1985 and 1989

Larval survivorship was first calculated as a function of salinity and temperature using response surface techniques defined by Lough (1975). Because larvae are most sensitive to environmental conditions during the first hours of living, survivorship was calculated using the 2-days development model parameters (Davis and Calabrese, 1964) (Figure 4). Moreover, this approach limited the bias of larval transport. A bay-wide approach was developed using the extensive EPA data set covering Chesapeake Bay main stem and tributaries stations (Figure 5). We stratified the stations among three sections Upper Bay, Mid-Bay and Lower Bay, respectively.

were computed using models from each region. Environmental data (i.e., temperature-salinity) in 1985 and 1989 were first considered to calibrate our previous results (Rothschild *et al.*, 1991). Although we have demonstrated that the MDNR fall survey cannot estimate quantitatively the spat density, estimates were compared from both approaches (MDNR, 1985, 1989; Rothschild *et al.*, 1990; Chai, 1988, 1992).

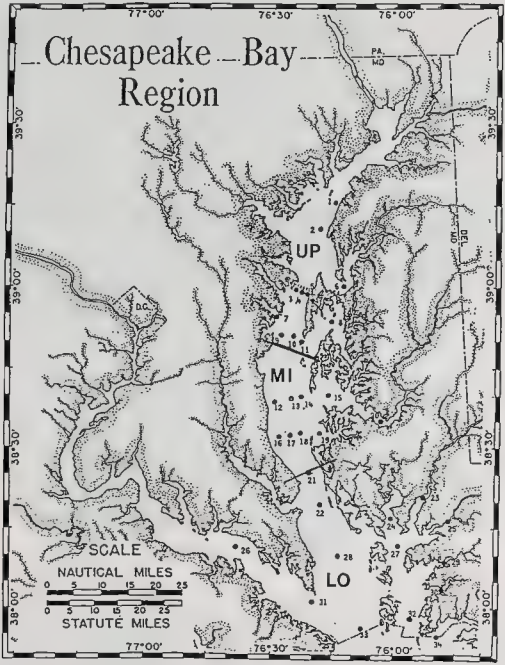


Figure 5. Bay-wide distribution of EPA monitoring stations in Upper, Mid- and Lower Bay.

Figure 6. Bay-wide distribution of experimental sites in Maryland Upper, Mid- and Lower Bay selected for larval survivorship computations.

Region	Bar Name	Latitude (degree)	Longitude (degree)	Depth (feet)	Code
Upper Bay					
Eastern Shore					
Lower Chester	Love Pt.	39.04	76.18	18	1
Kent Shore	Gum Thicket	38.53	76.23	10	2
Eastern Bay North	Sow Mill Creek	38.56	76.14	10	3
	Bedkin Shoals	38.52	76.19	10	4
Western Shore					
Upper Bay West	Man-o-War	39.11	76.23	10	5
Anne Arundel Sh.	Graighill Lumps	39.05	76.22	12	6
Magothy River	Persimmon	39.03	76.26	12	7
Low Anne Arundel	Under the Gum	38.55	76.27	15	8
Middle Bay					
Eastern Shore					
Eastern Bay South	Marys Delight	38.49	76.19	18	9
Talbot Shore	Stone Rock	38.39	76.23	15	10
Middle Choptank	Green Marsh	38.34	76.03	8	11
Lower Choptank	Cook's Point	38.39	76.17	18	12
Littler Choptank	Tobacco Spike	38.31	76.14	10	13
Dorchester Shore	New Discovery	38.21	76.17	8	14
Western Shore					
Upper Calvert	Plum point	38.37	76.29	18	15
Lower Calvert	Emmanuel	38.30	76.29	18	16
Lower Bay					
Eastern Shore					
Tar Bay	Tar Bay	38.19	76.14	5	17
Hooper Straits	Applegarth	38.14	76.06	18	18
Kedges Straits	Kedges Straits	38.03	76.07	18	19
Lower Bay East	Southwest Mid.	38.00	76.10	18	20
Western Shore					
Lower Calvert	Emmanuel	38.30	76.29	18	16
St Marys Shore	Butler	38.06	76.19	12	21
Low Potomac	Cornfield Harb.	38.02	76.20	15	22
St Marys River	Chicken Cook	38.07	76.26	10	23

Table 1. Experimental sites characteristics in Maryland Upper, Mid- and Lower Bay selected for larval survivorship computations.

Larval Survivorship Models

We generalized our approach by computing larval survivorship on 23 selected oyster bars using temperature and salinity models (Figure 6) (Table 1). Sites were mostly selected in the main stem of the Chesapeake Bay or at the mouth of tributaries since topography may interact with sea water stratification and larval distribution (Seliger *et al.*, 1982). Also frontal system in tributaries may effect larval transport (Mann, 1988). The 1984-1989 EPA data set was used to establish relationships between temperature-, salinity- and time. A temperature model was computed for each region Upper, Mid- and Lower Bay using

$$y = b+a \sin(\omega t+c) \qquad \text{with } \omega = 2\pi/365$$

Salinity models were described by Wang *et al.* (1991). One regression model was established per region incorporating latitude, longitude, depth effects, time and interactive terms.

RESULTS

Larval Survivorship in 1985 and 1989

Potential larval survivorship in 1985 and 1989 at these stations are presented comparatively on figure 7. An obvious spatial pattern is observed for both years: larval survivorship declines in duration and also in intensity from southern to northern areas. Larval survivorship is particularly low in Upper Bay compared to Lower Bay stations. The favorable survivorship duration as well as intensity present a large yearly variability. Potential survivorship was larger in 1985 than in 1989, and the 60% level was reached earlier in 1985 in Lower than in Mid- or Upper Bay stations. Larval survivorship last from May through November 1985. Except for tributary locations in 1985 (i.e., station No 4 versus No 6; station No 15 versus No 20), no specific pattern between Western and Eastern parts of the Chesapeake Bay was observed. This might be due to the near vicinity of monitoring stations located in the bay main stem. Unfavorable conditions in 1989 led to a low potential of larval survivorship for all three sections. No more than 80% of survivorship in the lower part of the Bay was observed and the maximum survivorship was delayed until October. A significant decline was also observed in lower stations in July and conditions were unfavorable for almost all summer.

The 1985-1989 differences were logically explained by the salinity-temperature trends (Figure 4). A slight delay in temperature increase and a particularly significant decline in salinity in June-August were the causes for the low survivorship potential in 1989.

The overall pattern of spat recruitment observed by the MDNR monitoring must support these trends. Estimate comparisons from both approaches showed that in all cases reported by MDNR but one (i.e., Miles River), spat range counts were greater in 1985 than in 1989 (Table 2). Except Eastern Bay, spat counts in Upper Bay were lower than in southern areas for both years. Therefore this pattern can be considered as consistent with our estimates.

Larval Survivorship Models

The estimated relationships for regressions of the date (t)-temperature (y) were $y = 14.75\text{-}12.30 \sin(\omega t + 1.095)$, d.f.= 1,863; $y=14.26\text{-}12.46 \sin(\omega t + 1.060)$, d.f. = 1,219, and $y = 14.16\text{-}12.43 \sin(\omega t + 1.060)$, d.f. = 1.427 for Upper, Mid- and Lower Bay respectively. Correlation coefficients for each regression was significant; ($r = 0.98$), ($r = 0.98$), and ($r = 0.98$) respectively (Figure 8). Correlation coefficient for each salinity model was also significant; ($r = 0.80$), ($r = 0.80$) and ($r = 0.75$) respectively (Table 3).

Potential trends of larval survivorship are described on figure 9. Stations located in Lower Bay on both Eastern and Western shores show the highest potential for larval survivorship. Higher percentages, also maxima are reached earlier in the season and last longer at southern locations. The sharp ascending phase in survivorship in May-June tends to decline with increasing

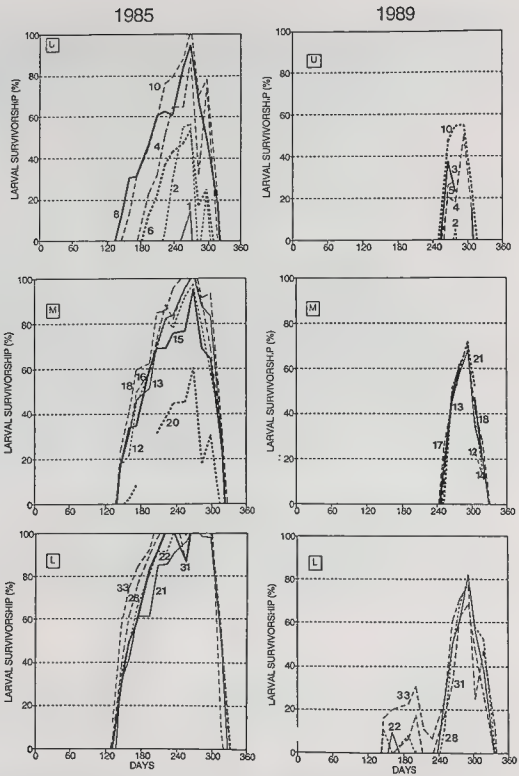


Figure 7. Estimated larval survivorship for Upper, Mid- and Lower Bay stations in 1985 and 1989. Computations based upon EPA data, Chesapeake bay Program (for station N°, see figure 5).

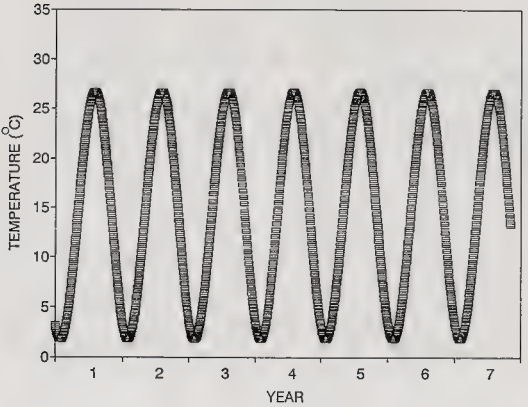


Figure 8. Yearly temperature simulation based on the regression model using the EPA 1984-1990 data.

Location	Spat Range (number)		Location	Spat Range (number)	
	1985	1989		1985	1989
Upper Bay East	0-6	0-4	Fishing Bay	0-186	0-22
Chester River	2-42	0	Nanticoke River	0-216	0-20
Kent Shore	0-76	0-12	Holland Straits	14-528	6-14
South River	0-104	0	Kedge Straits	42-946	18-22
Wye River	6-80	0-30	Lower Bay East	86	32
Miles River	0-30	0-68	Wicomico River	16-38	0-6
Eastern Bay	20-554	0-12	Tangier Sound	0-866	2-136
Talbot Shore	36-96	0-22	Manokin River	16-518	10-72
Choptank River	4-868	0-4	Pocomocke Sound	24-448	0-82
Tred Avon	152-724	0-4	Lower Patuxent	54-56	0-6
Broad Creek	116-4270	0-94	Wicomico	0-12	0-8
Harris Creek	84-1120	0-6	St Georges Creek	14-54	2-8
Little Choptank	38-5358	0-2	St Marys River	20-272	0-32
Honga River	24-652	2-44	Smith Creek	212	2-4
Hooper Straits	92	8-28	Lower Potomac	184	0-28

Table 2. Range of spat counts reported by the MDNR during the 1985 and 1989 fall surveys.

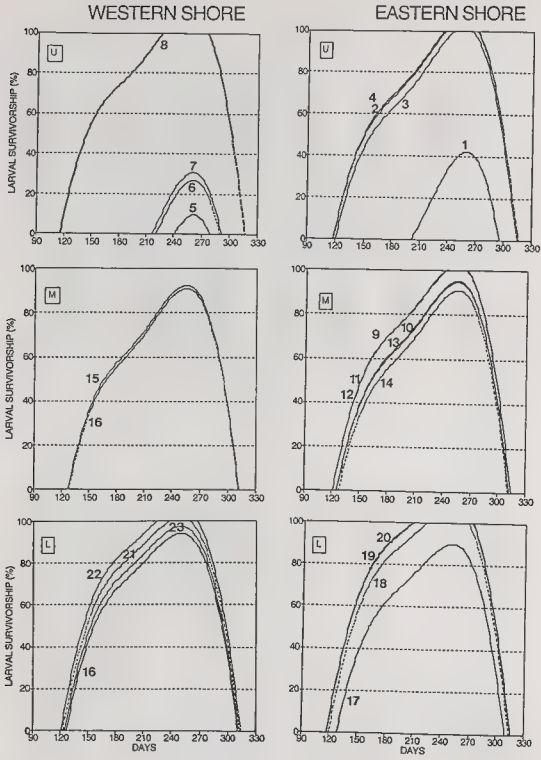


Figure 9. Computed larval survivorship trends (%) in Upper, Mid- and Lower Bay oyster bars (for station N°, see figure 6).

Model	Upper Bay	Middle Bay	Lower Bay	Lower Tributaries	Entire Bay
R^2	.64327	.64002	.55753	.68125	.64920
n	8,775	11,853	8,566	7,054	36,248
Depth	.56444	.29040	.24699	NA	.28291
Latitude	-11.04498	-3.66362	-3.75243	-17.55915	-4.86291
Dlongitude	NA	NA	-2.48042	-.92687	-1.54336
Days	-.00276	NA	NA	.007211	NA
De*Lo	NA	NA	NA	NA	NA
La*Lo	NA	-.17642	NA	NA	NA
Detr	4.02134	NA	NA	NA	NA
Lotr	NA	-36.00600	-10.66990	-26.02528	-13.40169
Dat1	-1.52346	-1.04898	-1.11795	-.83975	-1.154078
Dat2	1.48209	1.30348	.85064	.75632	1.16093
Constant	436.23316	153.78287	157.58367	686.30504	199.83933

Table 3. Results of salinity regression models for Upper, Mid- and Lower Bay. Dlongitude of P represents the longitude of P minus the longitude of the referenced station calculated by using a polynomial regression. De*Lo and La*Lo are interactive terms. Detr = cos (depth × π/36), where depth < 36m. Dat1 = sin (days × π/183), 1 cycle a year. Dat2 = sin (days × π/122), 1.5 cycle a year.

latitude in the Lower Bay region. Eventually a similar pattern to those of Mid-Bay locations is observed. Mid-Bay locations rarely reached the 100% of larval survivorship and maxima are reached later in the season than at southern locations. Descending phase is similar on both Lower and Mid-Bay regions with a sharp decline in September. In Upper-Bay, Eastern locations are more favorable than Western areas. Larval survivorship on oyster bars located north from the Chesapeake Bay Bridge is particularly low with a 45% maximum. These areas are unlikely self-sustainable in spat recruitment and probably rely on episodic transport of older larvae from southern areas. Moreover, these results are consistent with the aforementioned 1985-1989 results.

CONCLUSION

This approach permits to estimate and describe the average spatio-temporal pattern of potential larval survivorship of *C. virginica* in the Maryland portion of the Chesapeake Bay. Moreover, similar approach might be used for assessing the associated risk to exotic species introduction such as *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) and *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1754).

These results might be affected by larval transport, particularly from older larval stage, and likely by broodstock size. The mechanisms of dispersal and recruitment of estuarine larvae are still unclear (for review, see Epifanio, 1988; Boicourt, 1988). Local phenomenon of larval retention are generally observed and have been explained by "passive" transport induced by physical factors, by an "active" process involving larval swimming, or a combination of both. In all cases these phenomenon tend to limit the larval distribution. Since our estimates are consistent with field observations and historical data (MDNR, 1985), we can assume that our approach is not drastically affected by larval transport. This might be explained by larval survivorship calculations which are based on the early stage of life (i.e., 48 hours). In fact, the calculations assess the potential efficacy of local broodstock as well as management options to sustain oyster population. With respect to local and currently unknown broodstock, a comprehensive sampling strategy for oyster

stock assessment has been developed by Rothschild *et al.* (1991) and Chai (1992). Field implementation would provide significant information on the current status of the oyster population per region and would allow (1) weighing potential larval survivorship estimates, and (2) indexing the LP bar attractiveness measures.

The large yearly variability observed between the 1985 and 1989 seasons demonstrate that an optimum management would consider the salinity threshold on a monthly basis in Upper and Mid-Bay regions before any site selection and timing decision for shell deployment. However, the 1989 salinity record low level and quick decline in Lower Bay would not have been predicted by the salinity model; therefore impeding decision-making to postpone shell deployment. Salinity level and consequently spat recruitment, are directly related to the monthly streamflow into the Chesapeake Bay. By way of example, the highest spat recruitment observed for the last 25 years is linked to a record low mean streamflow in June 1991 (Figure 10). Modeling streamflow into Chesapeake Bay would allow salinity prediction so as to determine site and timing for shell planting.

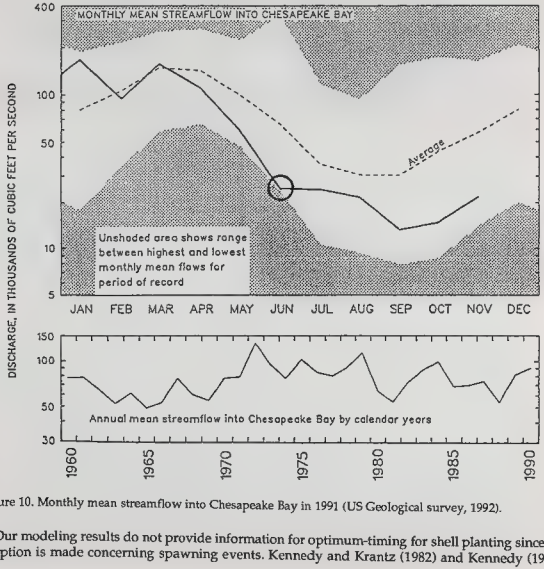


Figure 10. Monthly mean streamflow into Chesapeake Bay in 1991 (US Geological survey, 1992).

Our modeling results do not provide information for optimum-timing for shell planting since no assumption is made concerning spawning events. Kennedy and Krantz (1982) and Kennedy (1986)

reported large variability over time and space of spawning patterns as well as peak settlement periods. However, based on our results the spat recruitment would be maximized if spawning occurs in August. This support the need for monitoring spawning and larval development on a yearly basis (Kennedy, 1980). Therefore, a sampling strategy aiming to determine the larval presence/absence and broodstock assessment in targeted strata, combined to the streamflow modeling approach, would be predictive and is likely to largely improve the optimal-timing for oyster shell deployment.

Our results support the current MDNR site selection for the shell repletion program, mostly located on the Eastern shore of the Lower Bay (e.g., Kedge Straits). However, seed transplanting operations from southern to northern locations aiming to limit the disease impacts limit the reproductive efficacy of seed oysters and also decrease the broodstock in Lower Bay. Broodstock has been likely affected since this management has been operating for decades. Therefore, since the shell repletion program is critical to sustain the fishery, an urgent need for additional management is required in the lower portion of the Maryland Chesapeake Bay to compensate for the negative effect of seed moving. Such management might involve broodstock sanctuaries and reef rehabilitation, considering diseases occurrence. The later issue is critical and should prompt managers to also consider flexible management based on results from epidemiologic monitoring.

Broodstock sanctuaries have been established by the MDNR since 1986. However, there are of limited extent and located in Chester River, Upper Bay, Eastern Bay, Mid-Bay, Tred Avon River, and Lower Bay. Locations in Chester River and Upper Bay appear to be of limited efficacy. More recently in 1991, a reef habitat restoration program has been launched by the MDNR. The project is designed to rely on the natural reproduction of oysters for the benthic community development. Four sites were selected using a process of exclusion mapping. This process considers as equal the spat recruitment probability throughout the Maryland portion of Chesapeake Bay. The selection resulted in two stations located north of the Chesapeake Bay Bridge, at the mouth of the Patapsco River and North Kent shore, where spat recruitment is unlikely to occur on a regular basis. In contrast, only one site is located in the Lower Bay in Potomac River. Therefore, site selection based on potential larval survivorship is likely to improve the overall efficacy of the reef rehabilitation program.

ACKNOWLEDGMENTS

This study was funded by the Maryland Department of Natural Resources under contract F-166-89-008 and by the Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer. Our thanks to Professor R. Mann (VIMS) for review of the draft and suggestions.

REFERENCES

Abbe G., 1986. A review of some factors that limit oyster recruitment in Chesapeake Bay. *American Malacological Bulletin*, Special edition, 3 : 59-70.

Abbe G., 1987. Oysters. *In* : Ecological studies in the Middle Reach of Chesapeake Bay (K.L. Heck ed.). Lecture Notes on Coastal and Estuarine Studies 23. Springer Verlag, New-York : 142-164.

Boicourt W.C., 1988. Recruitment dependence on planktonic transport in coastal waters. *In* : Toward a Theory on Biological-Physical Interactions in the World Ocean (B.J. Rothschild ed.) : 183-202.

Chai A.L., 1988. Variability of American oyster recruitment and harvest and blue crab distribution in the Maryland portion of the Chesapeake bay. Master's thesis. University of Maryland, College Park, Maryland.

Chai A.L., 1992. A comprehensive sampling program for the Maryland annual bay-wide oyster survey. Doctoral Dissertation. University of Maryland, 161 p.

Davis H.C. & Calabrese A., 1964. Combined effects of temperature and salinity on development of eggs and growth of larvae of *M. mercenaria* and *C. virginica*. U.S. Fish Wildlife Services. *Fishery Bulletin*, 63 : 643-655.

EPA (Environmental Protection Agency), 1983. Chesapeake Bay : A profile of environmental change. Prepared for the U.S. Congress by the EPA, Region 3, Philadelphia.

Epifanio C., 1988. Transport of invertebrate larvae between estuaries and the continental shelf. American Fisheries Society Symposium, **3** : 104-114.

Kemp W.P. & Boynton W.R., 1984. Spatial and temporal coupling of nutrients inputs to estuarine primary production : the role of particulate transport and decomposition. *Bulletin of Marine Science*, **35** : 242-247.

Kennedy V.S., 1980. Comparison of recent and past patterns of oyster settlement and seasonal fouling in Broad Creek and Tred Avon River, Maryland. *Proceedings of the National Shellfisheries Association*, 70 : 36-46.

Kennedy V.S., 1986. Expected seasonal presence of *Crassostrea virginica* (Gmelin) larval populations, emphasizing Chesapeake Bay. *American Malacological Bulletin*, Special edition, 3 : 25-29.

Kennedy V.S., 1989. The Chesapeake Bay oyster fishery : traditional management practices. *In :* Marine invertebrate fisheries, their assessment and management (J. Caddy ed.) . 455-477. John Wiley & Sons, New-York.

Kennedy V.S., 1991. Eastern oyster *Crassostrea virginica*. *In :* Habitat requirements for Chesapeake bay Living Resources, 2nd edition (Funderburk S.L., Mihursky J.A., Jordan S.J , Riley D. Eds.): 3.1-3.20 Living Resources Subcommittee, Chesapeake bay Program. Annapolis, MD.

Kennedy V.S. & Breisch L.L., 1981. Maryland's oysters research and management. Maryland Sea Grant Program Publication UM-SG TS. 81-04. University of Maryland.

Kennedy V.S. & Breisch L.L., 1983. Sixteen decades of political management of the oyster fishery in Maryland's Chesapeake Bay. *Journal of Environmental Management*, **16** : 153-171.

Kennedy V.S. & Krantz L B., 1982. Comparative gametogenic and spawning patterns of the oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin) in central Chesapeake Bay *Journal of Shellfish Research*, 2(2) : 133-140.

Lough R.G., 1975. A reevaluation of the combined effects of temperature and salinity on survival and growth of bivalve larvae using response surface techniques. *Fishery Bulletin*, **73**(1) : 86-94.

Mann R., 1988. Distribution of bivalve larvae at a frontal system in the James River, Virginia. *Marine Ecology Progress Series*, **50** : 29-44.

MDNR (Maryland Department of Natural Resources), 1985. Oyster Fall Survey. Unpublished Data.

MDNR (Maryland Department of Natural Resources), 1989. Oyster Fall Survey. Unpublished Data.

Michener W.K. & Kenny P.D., 1991. Spatial and temporal patterns of *Crassostrea virginica* (Gmelin) recruitment : relationship to scale and substratum. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **154** : 97-121.

Newell R.I.E., 1988. Ecological changes in Chesapeake Bay : Are they the result of overharvesting the American oyster, *Crassostrea virginica*? Understanding the Estuary. Advances in Chesapeake Bay Research. US EPA CBP/TRS 24/88 : 536-546. CRC Publication 129, Solomons, Maryland.

Rothschild B.J., Ault J.S., Goulletquer P., Tsai C.F., Homer M., Chai A.L., Li H., Golden B., Wang Q., DiNardo G., Héral M., Bacher C. & Prou J., 1991. Assessment of the natural and repletion population of American oyster *Crassostrea virginica* in the Chesapeake Bay. Report of Chesapeake Biological Laboratory to Maryland Department of Natural Resources. University of Maryland UMCEES[CBL] 91-049. Solomons, Maryland.

Rothschild B.J., Ault J S., Goulletquer P. & Héral M., 1994. Decline of the Chesapeake Bay Oyster Population : A Century of Habitat Destruction and Overfishing. *Marine Ecology Progress Series* (in press).

Seliger H.H., Boggs J.A., Rivkin R.B., Biggley W.H. & Aspden K.R.H., 1982. The transport of oyster larvae in an estuary. *Marine Biology*, 71 : 57-72.

Seliger H.H. & Boggs J.A., 1988a. Evidence for loss of habitat for oysters in tributaries of the Chesapeake Bay. *In* : Understanding the Estuary. Advances in Chesapeake Bay Research. US EPA CBP/TRS 24/88 : 111-127. CRC Publication 129, Solomons, Maryland.

Ulanowicz R.E., Caplins W C. & Dunnington E.A., 1980. The forecasting of oyster harvest in central Chesapeake bay. *Estuarine and Coastal Marine Science*, **11** : 101-106.

US Geological Survey, 1992. Monthly summary of cumulative streamflow into the Chesapeake Bay, 5p.

Wang Q., Golden B., Wasil E. & DiNardo G., 1991. Modeling salinity dynamics in the Chesapeake Bay. College of Business and management, University of Maryland. Working paper Series MS/S 91-005.19p.

Haliotis **23** : 87-112 (1994) Société Française de Malacologie

Causes of decline of oyster production (*Crassostrea virginica*) in the Maryland portion of the Chesapeake Bay : A literature study

Philippe GOULLETQUER [1]*, *Maurice HÉRAL* [2] *and Brian J. ROTHSCHILD* [1]

RÉSUMÉ

Les causes du déclin de la production d'huîtres (*Crassostrea virginica*) dans la partie Marylandaise de la baie de Chesapeake: une étude bibliographique

L'analyse des données historiques des productions annuelles d'huîtres *Crassostrea virginica* a été réalisée pour la partie marylandaise de la Baie de Chesapeake. Les différentes tendances sont analysées parallèlement aux principaux évènements et aux stratégies d'aménagements qui ont été appliquées dans la baie. Trois périodes principales sont identifiées : (1) la période de forte production (1840 à 1890) avec des débarquements qui ont dépassé 600 000 tonnes Elle est caractérisée par une forte surpêche entraînant la destruction de l'habitat des gisements d'huîtres provoquée par une utilisation abusive d'engins de récolte; (2) la période de décroissance et d'apports stables (1900 à 1980) due à l'échec du plan de repeuplement et au fort taux de sédimentation et les conditions estivales anoxiques n'a pas permis de dépasser une production de 80 000 tonnes; (3) la période de forte décroissance de la production (1981-1988) avec des apports annuels inférieurs à 15 000 tonnes est caractérisée par les fortes mortalités liées aux parasites (MSX et *Perkinsus marinus*), à la prédation et aux pratiques d'aménagement. Des stratégies alternatives pour la restauration de la production d'huîtres en Baie de Chesapeake sont discutées.

ABSTRACT

The historical landings of Eastern oyster *Crassostrea virginica* are described for the Maryland part of the Chesapeake Bay. The different trends are analyzed concurrently with the main events and management strategies which occurred. Three main periods are identified : (1) the great fishery when annual oyster landings from 1840 to 1890 reached 600,000 metric tons. This period was characterized by gross overfishing and the destruction of oyster habitat by the oyster gears; (2) the reduced but stable landings from 1900 to 1980, with failure of the reseeding plan connected to heavy sedimentation and anoxic summer conditions. Landings did not exceed 80,000 metric tons; (3) the large decrease of production (1981-1988), with landings as low as 15,000 metric tons since 1986, is caused by high mortalities related to diseases (MSX and *Perkinsus marinus*), predation and poor management practices. Alternative strategies for restoration of oyster production in the Chesapeake Bay are presented.

[1] The University of Maryland System, CEES, Chesapeake Biological Laboratory (CBL), Box 38, Solomons, Maryland 20688-0038, USA.

* Present address: IFREMER, Aquaculture Research Laboratory, B.P. 32, 14520 Port en Bessin, France.

[2] Institut Francais de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER), Laboratoire Ecosystèmes Conchylicoles (LEC), BP 133, 17390 La Tremblade, France.

INTRODUCTION

The Eastern oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791) has historically been the most valuable fishery in Chesapeake Bay. At the turn of the century, more oysters were landed in Maryland than anywhere in the world. The fishery has long been followed and studied by biologists (Ferguson *et al.*, 1880; Ingersoll, 1881; Yates, 1913). From the beginning of this century until the present, landings have declined steadily and the industry is now in crisis.

The Chesapeake Biological Laboratory (CBL) of the University of Maryland was built in 1925 to study the cause of the decline in production of oysters in the Bay (Table 1) (Truitt, 1925, 1927, 1931). Research was conducted on the effects of removal of cultch, and minimum size limits on adult oysters and regulations of the oystering season were enacted to try to restrict the overfishing. Investigators defined the sampling techniques now used for the systematic annual oyster bar survey. Krantz and Meritt (1977) stated that CBL staff conducted the surveys until the late 1950's (Beaven, 1955). Since then, the annual survey has been conducted by the Maryland Department of Natural Resources (MDNR). Intensive research has been done but only on limited aspects of oyster biology and ecology. Few reviews of the Eastern oyster and oystering in Chesapeake Bay have been yet published. Korringa (1952) and Galtsoff (1964) mainly described the biology of *Crassostrea virginica*. For the Virginia part of the bay, Haven *et al.* (1981a, 1981b) reviewed the oyster industry status and problems, while for the Maryland part, the only synthesis was published by Kennedy and Breisch (1981, 1983), and included biology, diseases effecs, management of the Maryland oyster industry, and an historical review. There is no specific analysis of the different causes for the production decline, which are generally described as overfishing, predation, water quality, sediment modifications or consequences of diseases.

Contributing further to the uncertainty, attempts to protect the resource and to reverse the substantial decline have obviously been unsuccessful. This paper aims to analyze the historical trends in oyster production in the Maryland portion of Chesapeake Bay in relation to overfishing, and the use of different gears, and their impact on the destruction of the physical characteristics of oyster bars.

Main Bay	
Length:	322 km
Greatest depth:	53 m
Average depth:	7.6 m
Surface:	569,800 ha
Volume:	68,109 m3
Total shoreline :	7,401 km
Tidal range:	0.9 m at mouth, 0.3 m at Annapolis
Salinity surface :	30 ppt at mouth, 10 ppt at Annapolis
Watershed	
Main tributaries: 8 Rivers. Susquehanna, Potomac, and James River contribute to 80 % of the freshwater runoff.	
Total tributaries:	419
Watershed area :	16,576,000 ha
Watershed population:	13 million in 1980 (projected in 2020: 16 million)

Table 1: Main Characteristics of Chesapeake Bay.

The State of Maryland has had an oyster repletion program in place since 1960. The program includes shell planting and seed oyster transplanting components. We will discuss the techniques and time of shell planting in relation to the physical and biological characteristics of the Chesapeake Bay, and propose new research to optimize the management of Maryland oyster production despite diseases prevalence.

CHESAPEAKE BAY LANDINGS.

The methods for reconstitution of oyster landings have been developed by Héral *et al.* (1990). The Chesapeake Bay production, obtained by combining the Virginia and Maryland data, demonstrate a tremendous decline in oyster landings (Fig. 1). The oyster industry in Virginia has been well studied during the last decade (for review see Haven *et al.*, 1981a, 1981b; Hargis and Haven, 1988). The Maryland oyster fishery was the greatest in the world at the end of the last century, with 990 public oyster bars spread over 111,600 ha (Yates, 1913). The private use of the bottom is not developed with only 3,600 ha of leased oyster ground representing 3 % of the oyster bottom (Jensen, 1981) (Fig. 2). In contrast, large areas are leased in Virginia for private use (i.e., 50,000 ha private vs. 97,200 ha public) (Haven and Whitcomb, 1986).

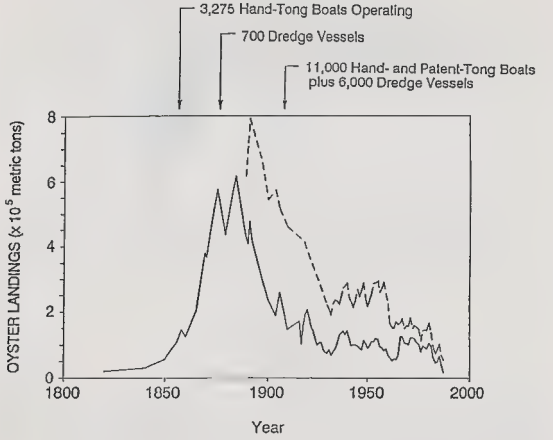


Figure 1. Trends in oyster production, total weight in Maryland (solid line), and Chesapeake Bay (dashed).

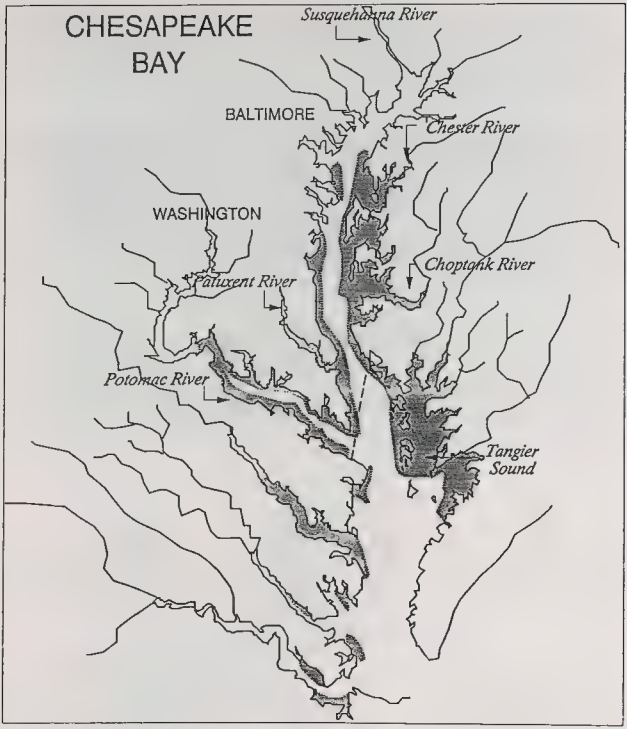


Figure 2. Location of the main public oyster bars in the Chesapeake Bay (stippled). Dashed line: 10 ppt salinity pycnocline.

The analysis of the Maryland oyster landings demonstrate that this fishery has passed through three stages of production:

Stage 1 : From 1840 to 1890 - The Great Fishery

Oysters were eaten by Indians, as demonstrated by large quantities of oyster shell near their camps. The early Maryland settlers easily gathered the abundant oysters. As the population, trade, and traffic (e.g., boats, roads, railways) increased at the end of the nineteenth century, the demand for oysters went up. From hand picking, a very active fishery developed using new gears to fish the underwater populations of oysters (i.e., hand-tongs, dredges) (Fig. 1). Kennedy and Breisch (1981, 1983) indicated that the number of processing plants in the Baltimore area increased from one in 1834 to 80 by 1868. Ingersoll (1881) reported 98 packing plants with a production of 314,000 tons in 1879. The maximum landings were 615,000 tons in 1884 and the annual production stayed above 400,000 tons from 1872 to 1893. After reviewing old records, we conclude, like Christy (1964) and Kennedy and Breisch (1981, 1983), that the early harvests were probably not greatly over estimated and give a realistic idea of the production level supported by the entire bay. By comparing the oyster boat number in 1865 and in 1879, with an annual production of 200,000 tons, and 434,000 tons respectively, the fleet reached 2,555 and 3,275 boats with a total crew of 13,748 (Ingersoll, 1881). The fleet increased by 28% but the production doubled. The fishing efficiency was increased mainly by two means: 1) the fishery extension by discovering new bars. By way of example, the large reefs in Tangier Sound were discovered in 1840 (Kennedy and Breisch, 1983), and 2) the gear efficiency increase. After 1865, large dredges became legal, making it possible to fish deeper than 7 meters, a depth which could not be reached by hand-tongs. Patent-tongs came on the market in 1887 and also allowed fishing everywhere (Fig. 1).

The consequences of these large increases in the annual landings have been the destruction of the most productive beds. As in England and France, and despite regulations on the harvest season and boat type, and in 1868, a licensing system for the oyster boats, the fishing pressure remained high (Roche, 1897; Héral, 1989). We estimated the oyster mean density by dividing the maximum landings (i.e., 615,000 tons in 1884) by the total bar acreage (i.e., 111,600 ha), with an individual oyster weight of 150 g. It is nearly 3.7 oysters per m^2. Winslow (1884) found that the oyster mean density was 5.4 m^{-2} in 1879, and Brooks *et al.* (1884) found a 3.5 m^{-2} mean density. Therefore, the landings were at the same level as the total living stocks, meaning that the fishing pressure was too heavy. The landings could reach such a high level only because the different adult age classes of all oyster bars of the mainstem and tributaries were simultaneously exploited. The capital in biomass of all the previous years (an oyster can live more than 15 years) was consumed.

Several reasons could explain the failure of the population to achieve adequate recruitment: (1) the removal of the juveniles: at that time, large quantities of spat were sold to other states for reseeding. By way of example, 89,329 tons of spat were sold in 1879 for bedding in northern waters from Delaware to Maine (Ingersoll, 1881); (2) the spat destruction attached to the adult oysters, by the packing houses, which did not reseed the young oysters; (3) the permanent cultch removal which was necessary for larval setting; the fishermen and the packing houses did not put shells or other hard substrate back on the oyster-beds; (4) the habitat destruction. Before the intensive fishery, the oyster reefs were very sharply defined and often elevated above the hard bottom. They could be of considerable thickness below and above the surface, even being exposed at low tide. In the Gulf of Mexico, Bouma (1976) demonstrated that the base of the oyster reef was buried shell, deposited over several thousand years. Commercial harvesting has changed the nature of the oyster bars (Fig. 3). Winslow (1881) assumed that dredging enlarged the bars by dispersing the dredged oysters out of the reef onto soft bottoms. The dredges and the patent-tongs dispersed the shell and reduced the reef height above the sediment. Following the intense fishery the bars were broader but with less relief, changing the physical characteristics of the oyster environment; a non-fished oyster reef is less subject to siltation as it is above the water sediment interface. The currents and the apparently increased turbulence in relation to the reef height prevented sedimentation and allowed oyster biodeposits to be transported away. This might explain Winslow's (1881) observations, who found that the overworked beds often had mud and sand among

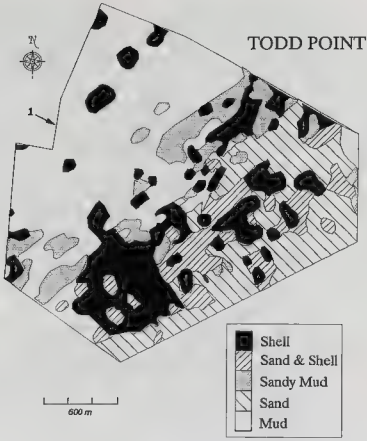


Figure 3. Comparison of the oyster bar 'Todd Point' bottom type between Yates survey (1913) and Rothschild *et al.* (1994) survey. The external limit (1) represents the shell extent in 1913, while shell in 1992 is drastically reduced.

the shells, and that spat settlement was reduced by a factor 3 in a fished bar than on a wild bar. Increased turbidity at the oyster vicinity has a deleterious effect on their growth rate resulting in negative production, and assimilation rate decrease (Héral *et al.*, 1983).

All these factors combined to cause the most productive beds destruction. In 1881, Ingersoll stated that oyster bars located in Tangier and Pocomoke sounds were exhausted, and Winslow (1881) suggested that overfished old beds should be rebuilt with scattered materials, but these recommendations were not followed. Truitt (1927) established that the oyster beds overfishing brought about a complete depletion of one-fifth of the oyster bars and near exhaustion of one-third of the original oyster bars.

Stage 2 : Decreased but stable landings from 1900 to 1980

After a continuous decline in landings from 1890 to 1910, characterized by consistent overfishing, the harvest came to a stable phase fluctuating around 80,000 tons. Krantz and Meritt (1977) attributed the fluctuations to a reduced fishing effort during the 1960's. Landings variability was mainly related to recruitment intensity. For a given year-class, the main production was fished 4 to 5 years after settlement. Periods of low recruitment, 1952-1960, and 1966-1978, were followed by years of high spat set (e.g., 1965 and 1980) (Fig. 4). Based upon the spat data set, the fishery has been supported by three main recruitment peaks during the last sixty years. At twenty year

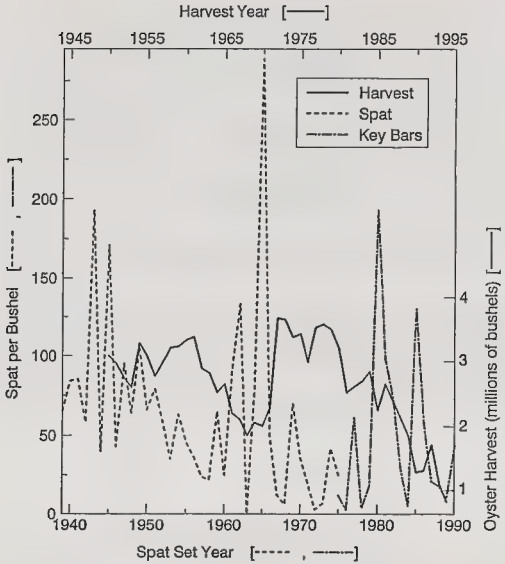


Figure 4. Time-series of an index of recruitment on shelled area: average number of spat per bushel in the Maryland part of the Chesapeake bay (from MDNR, 1987).

intervals, a major spat set has occurred, even in 1980 and 1985 with a very low stock size reduced by the diseases. First, the bay water quality was sufficient to permit a high survival rate for oyster larvae, and second, the stock-recruitment relationship still permitted a successful recruitment in 1985. For the first time, the 1940-1960 Virginia landings exceeded Maryland production and resulted from private production from leased bottoms while the harvest from public bottoms continued to decline (Hargis and Haven, 1988).

Different management operations have been used in Maryland to reverse the public oyster production trends. After the 1890 'Cull law', which required that shell with spat and young oysters be returned to the oyster bars, legislation for shell planting initiated an annual placement of shell as cultch for seed on the bars. Kennedy and Breisch (1981, 1983) described how a 10% shell tax was

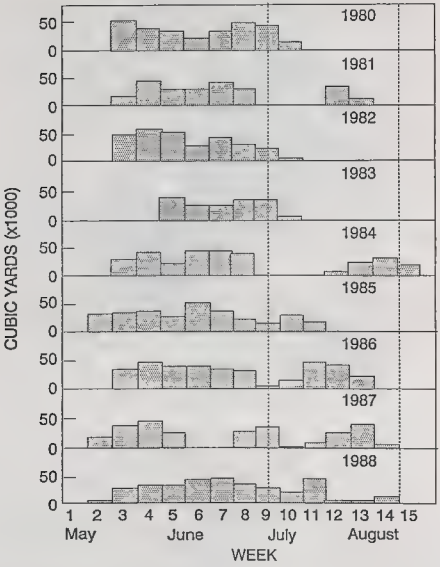


Figure 5. Comparison of weekly (MDNR) shell planting for the years 1980-1988 (vertical dash lines, period of oyster spawning).

charged in 1927, a 20 % shell tax in 1947, and in 1953, a law was enacted for a 50 % shell tax. Oyster packers and processors had to sell at least 50 % of their shucked shells to the State for redeployment. Funds for these operations came from a tax on each bushel of processed oysters. However, this program failed since the shells were not returned to the oyster bars (e.g., 1936), or the funds were not collected (e.g., 1948). Even after the 1953 law, the shell supply was still insufficient. For this reason the Maryland Department of Natural Resources (MDNR) made the decision in 1961 to use "fossil" shells for completing. Shells were dredged by a contractor who would plant them from May to, normally, the end of June. The mean quantity of dredged shells is 205,000 tons per year, with a 360,000 tons record high in 1975. The available fresh shells represents only 3 % of the dredged shell quantity.

Truitt (1936) demonstrated that an overfished oyster bar could again become a productive area by using a properly managed shell planting program. Moreover, Abbe (1988) demonstrated that shell planting can be an effective mechanism for increasing oyster yield. Experimental shell planting was performed on oyster bars in the middle reach of Chesapeake Bay, and characterized by high current velocity and hard bottom. But the reseeding operation of dredged shells is a collective operation for the public Maryland oyster bars, and is performed by only one contractor who follows the allocation and the schedule defined by oyster committees and DNR biologists. Therefore, shell may be planted 2 or 3 months before the main spat settlement (Fig. 5). Spawning occurs in the Chesapeake Bay from June to August, but in some years the largest spat set may occur in September (Truitt, 1925; Shaw, 1969; Kennedy and Krantz, 1982). It is well known that oyster post-larvae set is more efficient on newly-planted, clean shell rather than on old shell, since fouling and siltation interact. For these reasons, Shaw (1967) recommended that shell should be planted in the first week of July, when the larvae are numerous. However, the scale of the public reseeding plan and the transplanting means dictate the operations begin too early in the season. In other states, it appears that private oyster companies working on their own grounds are more efficient. By way of example, the Louisiana program lasts a week. In Long Island Sound, Korringa (1976) reported that private companies spread the shells in 4 days, which are chosen according to the larval abundance and developmental stage.

MacKenzie (1983) did a scuba survey in the Chesapeake Bay during the normal oyster setting period and reported that beds with high densities of oysters had much less silt than beds with only shell. Very often the Maryland beds had quantities of shells but partially covered by silt. Many management practices were recommended to avoid sedimentation before the oyster setting season; use of bagless dredges, mud-cleaning machines on boats, and use of quick lime to control fouling organisms. Our own observations on various substrates in the Patuxent River in 1989 showed a tremendous quantity of fouling both at the bottom and in the water column, particularly in June and July. All these observations indicate the necessary change for the planting schedule and the way it is performed to improve shell planting efficacy. Since the 'fossil' shells are very often broken and therefore of restricted value for spat settlement, there are not the best cultch material (Cabraal and Wheaton, 1981). Comparisons between shells of living oysters, fresh shells, old "fossil" shells and their efficiency in attracting spat settlement demonstrated that the spat densities were higher on living or fresh shells than on fossils shells. It could be due to an attractive shell protein effect (i.e., conchyolin). Using fresh clam shell instead of oyster shells might be of interest since the landings are important, and large amounts available. The cultch efficiency was demonstrated and used in the Louisiana oyster fishery because it was a light cultch and easier for the oysters to maintain their position on top of the soft sediment (Dugas, 1988; Korringa, 1976). Some use of clams shells is occurring to a limited extent in Chesapeake Bay. However, since the processed clam shells are "cooked", they might be of limited efficiency.

The Maryland DNR annually plants nearly 205,000 tons of oyster shells on natural bars to serve as substrates to maintain the recruitment. Following spat settlement, and if a 450 density per bushel is reached, oyster spat is transplanted from areas of high to low spat set areas with a 10 to 15% mortality rate (MDNR, 1987).

The shell to be planted should be allocated to areas where the highest probability of spat settlement is estimated regarding environmental conditions (Lough, 1975; Goulletquer *et al.*, 1993) (Fig. 6). Ulanowicz *et al.* (1980) demonstrated that variations in spat density were correlated with the cumulative high salinity during the spawning season. The spat abundance is generally highest in the mouths of the different tributaries, but cultch has also been planted in places where no recruitment has been observed for several years (Kennedy and Breisch, 1981, 1983). Christy (1964) assumed that shells were planted according to biological criteria, but shells are also placed where demanded by county politicians under pressure from the fishermen. To evaluate the reseeding plan efficiency, some rough calculations can be made. By analyzing the different estuaries and production trends 3 years later, with the quantities of shells and seed resources, it appears difficult

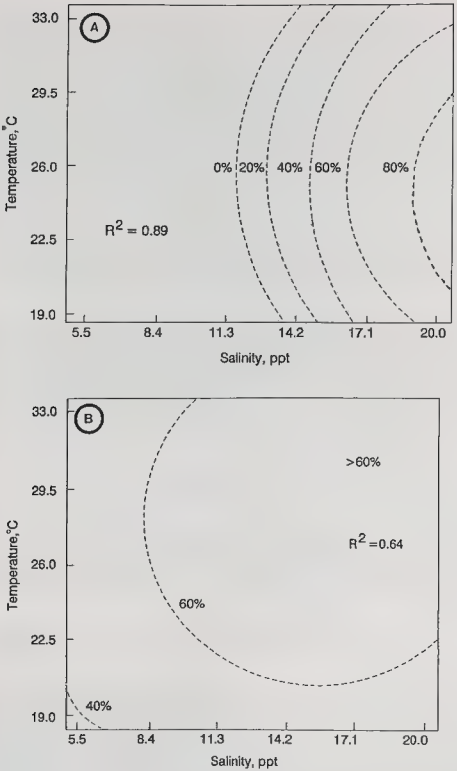


Figure 6. Percent survival estimate of *Crassostrea virginica* larvae, after 2 days (A) and 8 days (B) of development (Lough, 1975).

to assess percentage resulting from the fishing and from the reseeding plan. Moreover, the landings are still declining in several cases (e.g., Tangier sound) (Fig. 7). With 5,000,000 bushels deployed, a 200 spat density per bushel and a 10 % mortality rate per year, the expected production after three years would be 91,000 tons ranging between 80,000 and 120,000 tons. Although the harvest increased after some very high level of recruitment (e.g., 1945, 1965, 1980; + 61,500 tons, 5 years after 1965), it never went above 120,000 tons, which is 6 times less than the nineteenth century landings. Prosperity has not returned to the fishery despite the following regulation and management efforts on the public oyster bars: (1) the 3" (7.6 cm) market size limit; (2) restricting the fishing season from 15 September to 31 March; (3) the daily catch limits set by boat and gear type and the crew number; (4) the reseeding plan.

The fact that management has not worked appears to be mainly due to loss of suitable oyster habitat. Seliger and Boggs (1988a) demonstrated that there was a tremendous decline in the surface area of oyster bars in the tributaries. By comparing the results of Yates survey (1913) and their survey obtained with echosounder calibrated by sampling with dredge and by scuba diver, they found only 14 % of the surface still covered by oysters and shells in Chester River, Broad Creek and Tred Avon River. In a recent survey of the Virginia oyster bars, Haven and Whitcomb (1986) showed only 21.8 % of the oyster bars classified at the beginning of the century still survived. A study using a sonar and verified by sampling with hydraulic patent-tongs showed a similar trend in Pocomoke Sound with only 19.5 % of the original acreage of public oyster ground remaining (Whitcomb and Haven, 1987). In 1989-1991, we conducted an intensive systematic survey of eight oyster bars in Choptank River, which provided additional information. Only 48 % of the original listed acreage, based on Yates' survey (1913), was observed (Fig. 8). So, if nothing is done to recover the lost habitat, harvest can not return to a high level, even if there were cyclic recruitment successes.

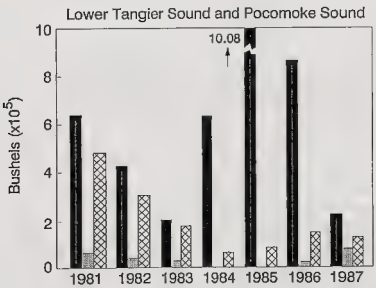


Figure 7. Example of management activity (planting oyster shell and seed) to harvest in Lower Tangier Sound: (cross hatched) bushels of shell, (stippled) bushels of seed, (solid) bushels harvested (MDNR, 1987).

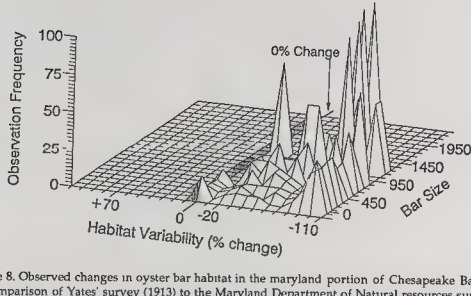


Figure 8. Observed changes in oyster bar habitat in the maryland portion of Chesapeake Bay determined by comparison of Yates' survey (1913) to the Maryland Department of Natural resources survey. The gray line represents the line of no change in habitat between the two surveys.

Furthermore, reductions in the reef elevation above the surrounding bottoms has apparently occurred because of fishing activity. Obviously overfishing and the gear type contributed to the destruction, but sedimentation can also be a major factor in the fishery decline. We have already described how the siltation limits the spat settlement, particularly in relation to the reseeding plan. Galtsoff (1964) described how many productive oyster bottoms along the East Coast had been destroyed by siltation. In Chesapeake Bay, suspended particulate matter inputs have mainly two origins; shore erosion, and the large rivers runoffs.

The 3,950 miles of shoreline in Maryland and its tributaries are constantly eroded by currents, tide effects, wind and storm effects, stream flows and possibly increased bottom activity (i.e., dredging activity). Wolman (1968) calculated that about 2,400 ha of land have been eroded during nearly a century, which gives an average loss of 6.5 ha per km of shoreline and an annual sediment output of 0.2×10^6 tons. Hurricanes (i.e., cyclonic storms) have tremendous erosion effects. In the Chesapeake Bay, Hurricane 'Agnes' in June 1972, was an obvious example which delayed the oyster recruitment and contributed to the clam fishery destruction. Hurricane 'Elena' in September 1985 destroyed a part of the oyster reefs in Florida, removing and burrying oysters, covering them with muddy sediment where they died (Berrigan, 1988). Moreover, agricultural practices contributed to increase siltation by watershed deforestation.

All the rivers flowing into the bay carry enormous loads of sediment. The Susquehanna River discharges 8.7×10^6 tons of suspended sediment per year, the Potomac River 2.3×10^6 tons per year, and the Patuxent River 0.6×10^6 tons per year (Schubel, 1968). The total amount of sediment coming from the land was estimated to 8 million tons per year (Wolman, 1968). Seventy percent of the inputs come during the time of peak runoff from February to May. Thus, a 3 cm sedimentation rate per year was measured in Upper Bay. In the Patuxent River, 2.1 m of sediments were deposited from 1859 to 1966 at Upper Marlboro. Schubel (1968) found that all the sediment carried by the Susquehanna was deposited in the Upper Bay. But the Potomac River carries its sediment a very long distance into the bay. Figure 9 shows the predominant erosion-deposition patterns within given main stem areas of the bay; three depositional, one erosional, and one area of no apparent bathymetric change (Hill, 1988). There is a natural tendency for sedimentation in the channels and

erosion on the borders, but the influence of man's activity on the sedimentation rate in the bay is important. Deforestation and clearing for agriculture had multiplied the inputs by 4 to 8 times. Moreover, urbanization has promoted land erosion. Twenty-five to thirty percent of the one million tons reaching the Potomac estuary come from the Washington, D.C. area. Sedimentation rate on oyster bars can also be increased by dredging operations performed to maintain the ship channels into Baltimore harbor, and also in the tributaries to maintain and develop recreational activities (e.g., yachting, marinas). Several clam dredging boats working in the oyster bar vicinity can also contribute to a sedimentation rate increase on the bars. Therefore the oyster habitat is limited in Upper Bay and in the different tributaries by heavy siltation rate and sometimes by reduced salinity.

In deeper areas, oyster habitat is limited by the summer anoxic conditions. A review of the anoxia problems since 1950 demonstrated that the annual volume of anoxic bottom waters in the Chesapeake Bay shows no statistically significant increase (Seliger and Boggs, 1988b). The anoxia extent is directly related with the Susquehanna River flow. The freshwater flow induces spring and summer water stratification inhibiting vertical mixing. Respiration in benthic sediments and in the water column under the pycnocline consumes the oxygen until depletion. A severe summer anoxia in the Upper Bay occurred in 1984 in waters deeper than 6m (Seliger *et al.*, 1985). The anoxic waters may reach several tributaries mouth. Benthic organisms, living at depth greater than 6 m are killed, and only fast growing species showing all year round reproductive activity, are present in these areas when conditions are more favorable (Fig. 10). This is a strong factor limiting oyster habitat.

In the early 1960's MSX disease invaded Chesapeake Bay. The haplosporidian *Haplosporidium nelsoni* is the causative agent of MSX. The disease came from Delaware Bay after destroying its oyster population in 1957 (Haskin *et al.*, 1965). The disease outbreak reduced by 50 % Virginia oyster landings (Fig. 1). Since MSX activity was salinity-limited, mortalities were detected only in Tangier Sound in Maryland. MSX disease then regressed and virtually disappeared from the Maryland part of the bay from 1965 to 1981.

Stage 3 : 1981-1989- Large decrease in production caused by high mortalities

The annual MDNR survey recorded, between 1980 and 1982, mortality levels of 30 to 50 % for adult oysters, when adult mortality varied from 5 to 20 % during the 70's. A period of low mortality occurred from 1984 to 1985. But fall mortalities for adult oysters occurred in 1986 and increased in 1987-1988. The cumulative mortality of a single year class could reach 90 %. Meanwhile, harvest pressure remained high despite high mortality level, therefore causing the disappearance of most adult oysters. Since 1986, yearly production in the Maryland portion of the Chesapeake Bay has been lower than 10,000 tons per year.

Numerous factors can cause these high mortality levels, particularly predation, and water quality decline. Outbreaks of the two main diseases, the haplosporidium parasite *Haplosporidium nelsoni* (MSX) and the protozoan *Perkinsus marinus* are also related to mortalities.

MSX invaded the lower Chesapeake Bay in Virginia from 1961 to 1966. MSX requires salinity greater than 15 ppt. The infections remained low and disappeared below 10 ppt (Haskin and Ford, 1982). Later in 1981-1983, 1986-1987 a new MSX outbreak occurred in Virginia and Maryland during a particularly dry period which increased bay salinity. MSX prevalence rarely reached 20 %, but only a few bars were disease free and located in the Upper, low salinity, part of the bay (MDNR, 1987). High salinity conditions with warm winters favored MSX spread. Infection occurs mainly over a five month period in spring and summer. As well as the first year in 1961, mortalities occurred in Spring or at the Summer end, with a cumulative 30 % annual mortality rate (Andrews, 1966). Moreover, Newell (1985) reported a decline of the filtration rate in relation to MSX abundance, with a reduced condition index, fecundity decline and reduced glycogen storage (Barber *et al.*, 1988). Gametogenesis inhibition has been shown to occur in relation to prevalence, but there

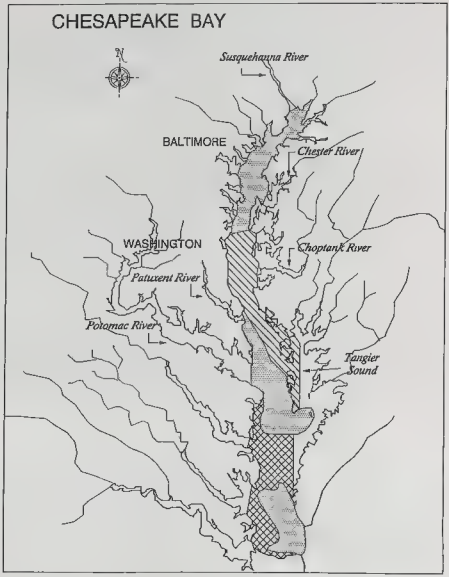


Figure 9. Gross deposition-erosion patterns determined by comparison of historic bathymetric data (hatched : erosional area, stippled : depositional area, cross-hatched : no change) (Hill, 1988).

was no correlation between annual fluctuation in rates of infection and oyster recruitment (Ford and Figueras, 1988).

Resistant strains of Eastern oyster have been obtained by crossing oysters from natural populations which survived the MSX epizootic for 6 generations (Ford and Haskin, 1987). These oysters had delayed infections and mortality rather than being immune to infection, but these strains could provide practical interest to watermen. Unfortunately, they are as easily infected as the natural oyster population by *Perkinsus marinus* (Krantz, pers. com.).

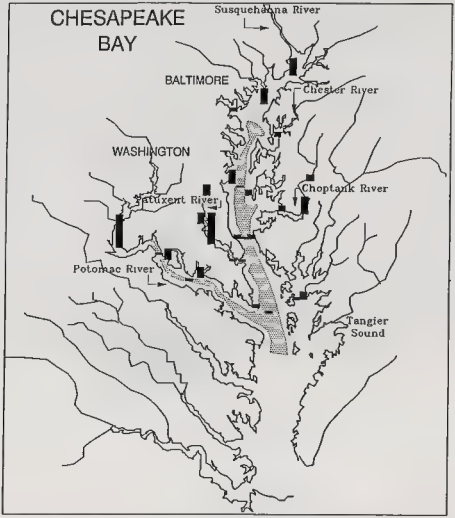


Figure 10. Spatial distribution of average annual benthic biomass, expressed in g ash free dry weight/m2, in relation with the region affected during summer by anoxic bottom waters (stippled) (Holland, 1987).

The "Dermo disease" *Perkinsus marinus* is present from the Gulf of Mexico coast to the Northeast Atlantic coast as far as Delaware Bay. It had been probably present in Chesapeake Bay before the first identification in 1949, and was widespread in the estuarine waters in lower Chesapeake Bay in 1957 (Mackin *et al.*, 1950; Andrews and Hewatt, 1957). *Perkinsus marinus* epizootic was studied in Maryland waters by Otto and Krantz (1976). The parasite is not salinity dependent compared to the oyster distribution. The MDNR survey during fall 1988, demonstrated the whole bay was contaminated with a very high prevalence rate; sometimes whole oyster populations were infested (Fig. 11). *Perkinsus marinus* is pathogenic during warm temperatures since the oysters expelled pathogens under 20°C (Andrews, 1984). This protozoan inhibits gonad development (Menzel and Hopkins, 1955). Perkinsus marinus abundance is correlated to the density of oyster populations since infections are caused by the parasites dispersion liberated in the water when the oysters die. Mobile vectors could also transmit the infection (White *et al.*, 1987-1989), in particular the ectoparasitic gastropod *Boonea impressa* (Say, 1821). In contrast to MSX, spat and young oysters are usually not infected by *Perkinsus marinus*.

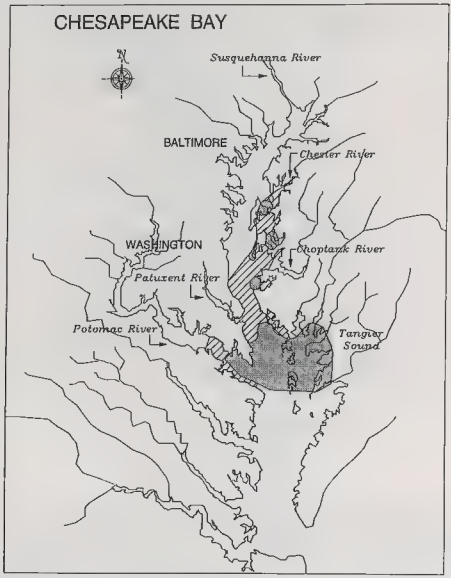


Figure 11. *Perkinsus marinus* distribution and prevalence during the fall 1988 survey, stippled > 50 %, hatched > 20 % (Krantz, 1989).

Superimposing the maps of oyster mortalities from 1981-1983, and 1986 and 1987, with respect to MSX and *Perkinsus marinus* abundance, emphasizes the correlations between prevalence and oyster mortality in various bay areas. Although mortalities higher than 20% occurred in 1981-1983 in the Upper Bay near Baltimore without MSX and *Perkinsus marinus* being abundant, these mortalities could be related to environmental conditions with unusually high temperatures in summer along with hypoxic conditions. Beaven (1947) demonstrated that in this area, many mortality incidents were correlated with high run-off of the Susquehanna River. Mortality rate is correlated to MSX abundance in Tangier Sound and the mouth of the Choptank River in 1981-1983, 1986 and 1987. In 1981-1983, MSX was abundant in Patuxent River mouth, but without abnormal mortality. In contrast, MSX was absent south of Potomac River in 1981-1983 and 1986, where high

Sound, mouth of Potomac River and in the mouth of Choptank River where *Perkinsus marinus* prevalence was above 50 % and MSX above 20 %. The mortalities (<25 %) were located in the upper part of the rivers and in the Upper Bay where MSX and *Perkinsus marinus* were less abundant (Krantz, 1989). Thus, it seems that high mortality levels are more closely related with *Perkinsus marinus* abundance, rather than with *Haplosporidium nelsoni*.

Many predators, despite the meso salinity of the bay, can also increase the oyster mortality rate. Webster and Medford (1959) noted that the flatworm *Stylochus ellipticus* could be a very active predator on young spat in the Chesapeake Bay, while oyster drills are not abundant in the Maryland part of the bay because of the low salinity. But the most important predation could be the blue crab *Callinectes sapidus*. The predation rate is directly proportional to crab size and inversely proportional to oyster size. Blue crabs could eat 16 spat per crab per day and large crabs can cause significant mortalities until oysters reach a shell height of 25 mm (Bisker and Castagna, 1987). Normally, blue crabs cannot successfully eat adult oysters except when they are thin-shelled (Lunz, 1947). Larsen (1974) found blue crab densities up to $13m^{-2}$ in the James River. It is interesting to note that the highest densities of blue crab occurs in summer on the margins and in the tributaries of the Chesapeake Bay. The blue crab fishery is one of the most important in Maryland, with both commercial and large recreational fisheries. Commercial blue crabs landings exhibited a twofold increase between 1975 and 1981, remaining at an annual bay production higher than 40,000 tons until 1986 (Fig. 12). At least some of this increase resulted from an increase in the blue crab populations (Rothschild and Stagg, 1993). Therefore, the large increase in blue crab population could play a role in the increased oyster mortality rate since 1981. Although densities and trends are unknown, the mud crab *Panopeus herbstii* is present at high densities in Chesapeake Bay in salinities ranging from 10 to 34 ppt and is a more important predator than blue crab (Bisker and Castagna, 1987; Larsen, 1974; Schwartz and Cargo, 1960).

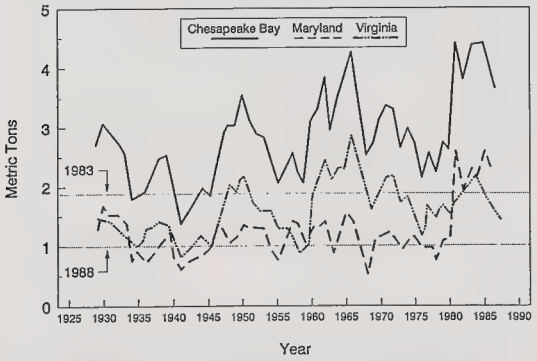


Figure 12. Evolution of the blue crab *Callinectes sapidus* commercial catch 1925-1987 in Virginia, Maryland and in the Chesapeake Bay expressed in 104 metric tons (Rothschild and Stagg, 1993).

The water quality degradation is very often given as an increasingly important factor of the oyster mortality rate, particularly by the watermen. Since pollutants affect bivalve larvae more than adults, it can be noted that the large spat sets which occurred in 1981 and 1985 demonstrate that summer environmental conditions permitted a normal growth rate and metamorphosis of the larvae. Large freshwater discharges into the Upper Bay, high sedimentation rate, and anoxic bottom waters can, either separately or together, cause mortalities. Heavy metals concentrations are below the level causing Eastern oyster larvae mortalities (Calabrese *et al.*, 1973, 1977; MacInnes and Calabrese, 1978). However, impact of organotin compounds should be studied in more detail as this pollutant affects oyster larvae at very low concentrations (for a review on oysters see Héral *et al.*, 1989). Tributyltin (TBT) concentrations in the water column of Chesapeake Bay marinas were above the toxicity limit for *Crassostrea virginica* larvae (Hall, 1988). But in non-marina areas the reported concentrations were not toxic for oyster larvae in terms of acute toxicity. So it appears that chemical pollutants, and particularly heavy metals did not play a direct role in the increased mortality rate of oyster larvae or adults.

ALTERNATIVE STRATEGIES FOR RESTORATION OF OYSTER PRODUCTION IN THE CHESAPEAKE BAY

These recommendations mainly concern the Maryland part of the bay, but similar proposals could be applied to Virginia, especially for aquaculture on private bottoms. Alternatives can be developed along two lines, (i) within the repletion framework, by improving the present stock management, (ii) or external to this program by developing new intensive management, like oyster aquaculture. Hargis and Haven (1988) have already made strong recommendations to improve the oyster production of Virginia.

If the present management structure of the oyster fishery is maintained, reversing the production trends can be achieved by changing inadequate management practices which have contributed to the decline. For several decades oystermen have obviously practiced overfishing, which has had a more noticeable impact in recent years. More adult oysters are removed each year than are recruited to the coming year class minus the cumulative mortality. Both are function of environmental conditions and management practices (e.g., shell planting, reseeding). Oyster overfishing in Chesapeake Bay is a different type of overfishing than that which occurs for fish. Overfishing results in not only taking more oysters than the stock can replenish, it also results in the habitat destruction. Overfishing plus natural mortalities have established critical conditions in several rivers which, lacking adequate populations of adult oysters, creates severe conditions for spat set in the vicinity. Limiting the landings by shortening the fishing season and enforcing a licensed boat system might not be enough. Developing sanctuaries in different areas where broodstocks are maintained, is of particular interest. Furthermore, fisheries should be controlled by closing bars and rotating the opening every four or five years (time of the mean growth rate) for the most productive oyster bars.

To assist management, better estimates of the area with living oysters on the public bars is critical since maintaining and managing bottoms with mud and empty shells is useless. From 990 bars covering a total area of 116,000 ha, as estimated in 1912, we calculated the present acreage of the oysters bars to 55,600 ha by comparing with old and recent bay bottom charts, calibrated by our extensive survey (Rothschild *et al.*, 1992, 1993).

Based on these results, management efforts can focus on productive oyster bottoms. Knowing the spatial distribution of the stocks would also allow planned management of the fishery (e.g. sanctuaries, rotation), and the reseeding plan could be optimized.

Before placing cultch in the reseeding plan, the right place, the right time and the right means must be chosen. Oyster shell must be allocated with regards to biological and environmental constraints rather than social constraints. Diseases distribution must be considered for shell allocation to optimize the yields. Habitat must be favorable, in particular sedimentation must be

low to keep the cultch as clean as possible and to guarantee high spat survival. Sites must be far away from anoxic bottom waters during summer, and in places where salinity remains high enough to facilitate the larval survivorship (Goulletquer *et al.*, 1993). Accordingly the large yearly variability in water quality can be responsible for success or recruitment failure (Fig. 13). The 10 ppt pycnocline shifts irregularly, extending or reducing the suitable area for spat settlement (cf. figure 2). Therefore, monthly water quality and larval abundance monitoring is likely to improve the overall management. Considerable scientific work and aquaculture practices have showed mainly in Japan and France, that to avoid fouling and sedimentation, it is best to employ spat collectors when the swimming oyster larvae are abundant, about 10 to 15 days before settlement (Héral et Deslous-Paoli, 1991). A positive correlation between the number of late-stage larvae and oyster set was also described in Chesapeake Bay by Engle (1955). Currently, shell is planted 2 to 3 months before the spawning period (Fig. 5) since only one private contractor performs the whole program. Within the existing fishery context, all the oyster fishermen who profit by the collective operation must help plant the cultch in 15 days, when the biologists find that oyster larvae are abundant in the water. While it is certain that by this strategy, the total amount of shell planted might be substantially reduced, the improved yield might counterbalance the reduction. With regards to technical aspects of the reseeding plan, efficiency of different kinds of cultch (oyster shells, clam shells, concrete, slates, stones...) must be compared with the current dredged fossil shells. Comparison must be done in terms of biologic attraction for oyster larvae, hardness and stability of the cultch, behavior against fouling, and bottom rugosity covered with the cultch to avoid siltation. As a matter of fact the depth of the shell layer could be very often reduced, since spat that are buried do not survive. Optimization of the shell density in relation to the spat number and the cost and yield of the operation must be achieved.

Reseeding the spat in areas without recruitment, to places where growth rates are fast and mortality is low, can sustain the fishery but might also spread disease and reduce the spawning biomass. Before spat reseeding, diseases prevalence must be evaluated. Even if the spat is not directly infested by a parasite, it could carry the disease as a host. Similarly, before reseeding spat in areas where MSX and *Perkinsus marinus* are present, previously parasited oysters should be destroyed. How this could be accomplished is uncertain. This is particularly true for *Perkinsus marinus*, which contaminates oysters by proximity. Furthermore, the spat must be reseeded in places where the oyster habitat is the most favorable to its growth rate. Reseeded spat density must remain low to allow, optimum physiological conditions for resistance against the disease, and to avoid contamination by proximity, which is density dependant.

Since the landings are shrinking, demonstrating the failure of the oyster fishery, an alternative would be developing oyster aquaculture. This proposal would completely change the social characteristics of the Maryland watermen's community, since it will require by way of example, development of business enterprises, large investments. Therefore, an urgent need for sociological and economical research is required to estimate conditions and consequences of the development of oyster culture. From a biological point of view, the first problem with aquaculture is the choice of species. Since the native oyster is drastically affected by two diseases, it is not certain that aquaculturists must go with the Eastern oyster. Two main hypothesis could be investigated, (1) to proceed on *Crassostrea virginica*, or (2) to introduce another species like *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793).

With the Eastern oyster, natural spat can be collected on bottoms or with collectors in suspension. Everywhere in the world, collectors are more efficient when they are suspended. In addition, faster growth rates are obtained in suspension cultures. As market size oysters can be obtained in two years using these practices, high mortality rates occuring with MSX in three and four year-old oysters might be avoided. In this scheme it would be better to have natural spat if they were less expensive and more resistant to disease. A global analysis of oyster production development demonstrates clearly that leading countries depend on natural recruitment. In contrast, the history of production using juvenile mollusks produced in hatcheries is often unstable and to a

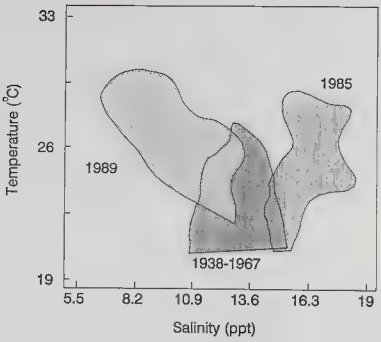


Figure 13. Comparison of temperature-salinity diagrams (June to September) at CBL's pier (mid-bay) in 1985, 1989 and an average based on 30 years. High oyster recruitment was observed in 1985, in contrast to the year 1989.

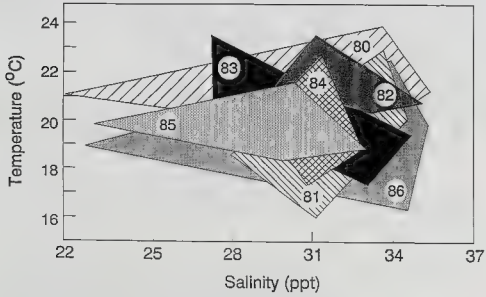


Figure 14. Temperature-salinity diagram in the Bay of Marennes-Oléron, during the evolution of *Crassostrea gigas* larvae (1980-1986) (Héral and Deslous-Paoli, 1991).

limited extent, compared to natural recruitment in spite of new techniques like remote setting using oyster larvae for settlement. This is mainly due to hatchery sizes, which cannot increase their production level, and also to diseases occuring frequently in overcrowded structures. By way of example, the amount of eyed larvae necessary to produce 160,000 tons of *Crassostrea gigas* by aquaculture in France, is estimated to be greater than 15 trillions! Reliance on hatcheries may be necessary when they are needed to produce some particular strain showing resistance to disease or fast growth, or even new "species" obtained by hybridization or by genetic manipulation.

For *Crassostrea virginica*, some selected strains are available. By selecting fast growing oysters and by crossing them together during several generations, a strain with fast growth (the market size could be reached after 12 to 18 months) is available to commercial hatchery (Paynter and Di Michele, 1990). Moreover, the MSX resistant strain developed by Rutgers University shows improved survivorship but still high susceptibility to *Perkinsus marinus* (Ford and Haskin, 1987; Burreson, 1991). Although, triploid yield produced in a sample may vary a lot, *Crassostrea virginica* triploids may be used to improve growth rates (Allen, 1986, 1993). Morover, Barber and Mann (1991) reported that *C. virginica* diploids and triploids were equally susceptible to *Perkinsus marinus*.

The introduction of another species must be evaluated. The Pacific oyster *Crassostrea gigas* yielding more than 70 % of total world production, is widely distributed in North America on the west coast but is not officially present on the east coast, even though Hargis and Haven (1988) reported that it is "now being processed or repacked in Virginia". Possible introduction of to the Chesapeake Bay has been extensively reviewed by Mann *et al.*, (1991). Reasons for choosing this species is that it is fast growing, reaching market size in one year when nutritional and temperature conditions are favorable (Héral, 1989), and its possible disease resistance to *Perkinsus marinus* and MSX. Also it is very resistant to various diseases, including the two viruses which destroyed the cupped European oyster *Crassostrea angulata* (Lamarck, 1819), and the protozoans *Marteilia refringens* and *Bonamia ostreae*, which caused severe damage to the European flat oyster *Ostrea edulis* Linné, 1758 (Grizel and Héral, 1990). Although there is some information regarding *C. gigas* resistance to *Perkinsus marinus*, none is available but urgently needed concerning *Haplosporidium nelsoni* effect (Meyers *et al.*, 1991; Barber and Mann, 1994). On the other hand, a new Bonamia-like disease inducing high mortalities in adult oysters has appeared on the US west coast (Bauer, pers. com.). Morphology and immunodiagnostic studies demonstrate that this parasite is a new species different from the microcells of the flat oyster (Boulo and Hervio, pers. com.). In west coast hatcheries, several mortalities have been associated with vibrio and bacteria infecting the conchiolinous ligament and periostracum, a virus of *Crassostrea gigas* also affected larvae, causing large mortalities (Elston *et al.*, 1982; Elston *et al.*, 1985). In New-Zeland and France, an herpes virus-like has also affected larval culture (Comps *et al.*, pers. com.). In addition, large oyster mortalities, that may be due to a parasite, are now present in Japan. The risk associated with importing *C. gigas* from the west coast can be assessed using a disease survey. Importing diseases to Chesapeake Bay is a potential risk given the trade in Virginia between east coast and west coast. Imports could be made after an evaluation of sanitary quality of the oyster beds in countries showing disease free areas. Even if, for example, the historical case of *C. gigas* introduction in France remains a success, it is important to emphasize that this type of operation can present considerable danger, particularly from the zoosanitary point of view (Grizel and Héral, 1990). Also, it is necessary, when situations are not dramatically urgent, to take maximum precautions with imports and to follow ICES recommendations regarding species introduction for commercial or scientific purposes (e.g., quarantine, F1 hatchery production).

Another question about introducing *Crassostrea gigas* is the species behavior in the Chesapeake Bay. Habitat requirements of the Pacific oyster seems to be more marine than that of the Eastern oyster, and it might not reproduce regularly in the low salinities of the tributaries and the Upper Bay (Fig. 14). Moreover, *C. gigas* oysters are more sensitive to pollution than Eastern oysters. By way of example, a 2 $\mu g.l^{-1}$ organotin (TBT) exposure reduced the *C. virginica* growth

rate without shell thickening. It affected *C. gigas* at concentrations from 1 $\mu g.l^{-1}$ to 0.01 $\mu g.l^{-1}$ (Héral *et al.*, 1989). TBT concentrations largely exceed this level in Chesapeake Bay, particularly in marinas and some tributaries (Hall, 1988), demonstrating that water quality could be a limiting factor for a different oyster species.

Use of *C. gigas* triploids would presumably limit their distribution since their reproductive effort is drastically reduced (Allen, 1986, 1993). Although inviable, hybridization between Eastern and Pacific oysters is possible since hybrids can survive 8-10 days but with reduced growth. Although direct genetic effects on *C. virginica* native range following *C. gigas* introduction are reduced (Allen, 1993; Allen *et al.*, 1993), this might still affect indirectly the reproductive capacity of the native species by trapping gametes.

Another alternative is a species change associated to a fishery management. To optimize production, the problems would be similar to the current difficulties of the Eastern oyster fishery.

It must be kept in mind that by changing the species, the whole ecosystem might be modified. If environmental conditions are optimal for a new species, it could spread very quickly, creating large oyster reefs and might, through increased filtration, reduce eutrophication, as happened in South San Francisco Bay (Officier *et al.*, 1982). This hypothesis was formulated by Newell (1988) for the Chesapeake Bay. However, as we have already pointed out, it is unlikely that optimal conditions can be achieved in the northern bay for successful spat settlement, therefore impeding full assessment regarding *C. gigas* introduction effects over the entire bay.

The next steps involve considering the possible fast improvements, such as making *C. virginica* management more rational and then considering in greater detail the choices or combinations among the management options - new species introduction - and intensified culture.

ACKNOWLEDGMENTS

This study was funded by the Maryland Department of Natural Resources under contract F-166-89-008 and by the Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer. Our thanks to Professor R. Mann (VIMS) for review of the draft and suggestions.

REFERENCES

Abbe G.R., 1988. Population structure of the american oyster, *Crassostrea virginica*, on an oyster bar in central Chesapeake Bay : changes associated with shell planting and increased recruitment. *Journal of Shellfish Research*, **7** (1) : 33-40.

Allen S.K., 1986. Gametogenesis in three species of triploids shellfish : *Mya arenaria*, *Crassostrea gigas*, *Crassostrea virginica*. EIFAC/FAO/86/ Symposium E20, 19 p.

Allen S.K., 1993 Triploids for field study? The good, the bad, and the ugly. *Journal of Shellfish Research*, **12**(1) : 125 (abstract).

Allen S.K., Gaffney P.M , Scarpa J. & Bushek D , 1993. Inviable hybrids of *Crassostrea virginica* (Gmelin), with *C. rivularis* (Gould) and *C. gigas* (Thunberg). *Aquaculture*, **113** : 269-289.

Andrews J.D., 1966. Oyster mortality studies in Virginia. V. Epizootiology of MSX, a protistan pathogen of oysters. *Ecology*, **47** : 19-31.

Andrews J.P., 1984. Epizootiology of hasplosporidian diseases affecting oysters. *In* : Comparative Pathobiology, vol.7. Pathogens of invertebrates (J.C. Cheng, ed.) : 243-266. Plenum Press.

Andrews J.D. & Hewatt, W.F., 1957. Oyster mortality studies in Virginia. II. The fungus disease caused by *Dermocystidium marinum* in oysters. *Chesapeake Bay Ecological Monographs*, **27** : 1-26.

Barber B., Mann R., 1991. Sterile triploid *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791) grow faster than diploids but are equally susceptible to *Perkinsus marinus*. *Journal of Shellfish Research*, **10**(2) : 445-450.

Barber B. & Mann R , 1994. Comparative physiology of *Crassostrea virginica* and *C. gigas* : growth, mortality, and infection by Perkinsus marinus. *Journal of Shellfish Research* (in press).

Barber B.J., Ford S.E. & Haskin H.H., 1988. Relationships among condition index, glycogen level, reproductive effort and intensity of MSX (*Haplosporidium nelsoni*) infection in oysters *Crassostrea virginica*. *Journal of Shellfish Research*, **7** (1) : 25-318.

Beaven G.F., 1947. Effect of Susquehanna River stream flow on Chesapeake Bay salinities and history of past mortalities on Upper Bay bars. *Convention Adresses of Proceedings of the National Shellfisheries Association*, 1946 : 38-41.

Beaven G.F., 1955. Various aspects of oyster setting in Maryland. *Proceedings of the National Shellfisheries Association*, **45** : 29-37.

Berrigan M.E., 1988. Management of oyster resources in Apalachicola Bay following Hurricane Elena. *Journal of Shellfish Research*, **7** (2) : 281-288.

Bisker R. & Castagna M., 1987. Predation on single spat oysters *Crassostrea virginica* (Gmelin) by blue crabs *Callinectes sapidus* (Rathbun) and mud crabs *Panopeus herbstii* (Milne-Edwards). *Journal of Shellfish Research*, **6** (1) : 37-40.

Bouma A.H., 1976. Subbottom characteristics of San Antonio Bay *In* Shell dredging and its influence in Gulf Coast Environment Houston, Gulf Publishing : 132 - 148.

Brooks W.K., Waddell J.I. & Legg W.H., 1884. Report of the oyster commission of the State of Maryland. J.B. Ehlers and Co, Baltimore 193 p.

Burreson E., 1991. Effects of *Perkinsus marinus* infection in the Eastern oyster, *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791) tissues. *Journal of Shellfish Research*, **10**(2) : 417-423.

Cabraal R.A. & Wheaton F.W., 1981. Production functions for the Maryland oyster fishery. *Transactions of the American Society Agric. Eng.*, **4** : 248-252.

Calabrese A., Collier R.S., Nelson D.A. & Mac Innes J.R., 1973. The toxicity of heavy metals to embryos of the American oyster, *Crassostrea virginica*. *Marine Biology*, **18** : 162-166.

Calabrese A., MacInnes J.R., Nelson D.W. & Miller J.E., 1977. Survival and growth of bivalve larvae under heavy-metal stress. *Marine Biology*, **41** : 179-184.

Christy F.T., 1964. The exploitation of a common property natural resource : the Maryland oyster industry. PhD. University of Michigan, 222 p.

Dugas R.J., 1988. Administering the Louisiana oyster fishery. *Journal of Shellfish Research*, **7**(3) : 493-499.

Elston R., Elliot E.L. & Colwell R.R., 1982. Conchiolin infection and surface coating vibrio shell fragility, growth depression and mortalities in cultured oysters and clams, *Crassostrea virginica*, *Ostrea edulis* and *Mercenaria mercenaria*. *Journal of Fish Diseases*, **5** : 265-284.

Elston R.A. & Wilkinson M.T., 1985. Pathology management and diagnosis of oyster velar virus disease (OVVD). *Aquaculture*, **48** : 187-210.

Engle J.B., 1955. Ten years of study on oyster setting in a seed area in upper Chesapeake Bay. *Proceedings of the National Shellfisheries Association*, **45** : 88-99.

Ferguson T.B., Hughlett T., Brook W.K. & Winslow F., 1880. Report of the Commissioners of Fisheries of Maryland, 397 p.

Ford S.E. & Haskin H.H., 1987. Infection and mortality patterns in strains of oysters *Crassostrea virginica* selected for resistance to the parasite *Haplosporidium nelsoni*, MSX. *Journal of Parasitology*, **73** : 368-376.

Ford S.E. & Figueras A.J., 1988. Effects of sublethal infection by the parasite *Haplosporidium nelsoni* (MSX) on gametogenesis spawning and sex ratios of oysters in Delaware Bay, USA. *Dis. Aquat. Org.*, **4** : 121-133.

Galtsoff P.S., 1964. The American oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin). *Fishery Bulletin*, 64 : 1-480.

Goulletquer P., Héral M. & Prou J., 1993. Combined effects of temperature - salinity on larval survival of the Eastern oyster *Crassostrea virginica* in the Maryland portion of the Chesapeake Bay. *Haliotis* **23** : 71-86.

Grizel H., Héral M., 1991. Introduction in France of the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, **47** : 399-403.

Hall L.W., 1988. Tributyltin environmental studies in Chesapeake Bay. *Marine Pollution Bulletin*, **19** : 431-438.

Hargis W.J. & Haven D.S., 1988. Rehabilitation of the troubled oyster industry of the lower Chesapeake Bay. *Journal of Shellfish Research*, **7**(2) : 271-279.

Haskin H.H.& Ford S.E., 1982. *Haplosporidium nelsoni* (MSX) on Delaware Bay seed oyster beds : a host parasite relationship along a salinity gradient. *Journal of Invertebrate Pathology*, **40** : 388-405.

Haskin H.H., Canzonier W.J. & Myhre J.L., 1965. The history of MSX on Delaware Bay oyster grounds, 1957-1965. *American Malacological Union Bulletin*, **32** : 20-21.

Haven D.S. & Whitcomb J.P., 1986. The public oyster bottoms in Virginia : an overview of their size, location and productivity. *American Malacological Union Bulletin*, Special edition, **3** : 17-23.

Haven D.S., Hargis W.J. & Kendall P.C., 1981a. The oyster industry of Virginia : its status, problems and promise. A comprehensive study of the oyster industry in Virginia. *Va. Inst. Mar. Sci., Spec. Paper Mar. Sci.* **4**, 1024 p.

Haven D.S., Whitcomb J.P. & Kendall P., 1981b. The present and potential productivity of the Baylor grounds in Virginia Vol. 1 (167 p) and II (154 p). *Va. Inst. Mar. Sci., Spec. Rep. Appl. Mar. Sci., Ocean Eng.*, 243.

Héral M., 1989. L'ostréiculture française traditionnelle. *In* : Aquaculture. (G. Barnabé, ed.). Lavoisier Paris, 2ème édition : 348-397.

Héral M., Deslous-Paoli J.M. & Sornin J.M., 1983. Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole : premières approches. *Océanis*, **9**(3) : 169-194.

Héral M., Alzieu C. & Deslous-Paoli J.M., 1989. Effect of organotin compounds (TBT) used in antifouling paints on cultured marine mollusks. A literature study. *In* : Aquaculture. A biotechnology in progress 1989. (N. De paw, E. Jaspers, H. Ackefors, W. Wilkins, eds) : 1081-1089. European Aquaculture Society, Bredene.

Héral M. & Deslous-Paoli J M., 1991. Oyster culture in European countries. *In* : Estuarine and Marine Bivalve Mollusc Culture. (W. Menzel, ed.). C.R.C. Press, 59p.

Héral M., Rothschild B.J. & Goulletquer P., 1990. Decline of oyster production in the Maryland portion of the Chesapeake Bay : causes and perspectives. ICES CM 1990/K : 20, 37 p.

Hill J.M., 1988. Physiographic distribution of interstitial waters in Chesapeake Bay. *Maryland Geological Survey, report of investigations* **49**, 32 p.

Holland F., 1987. Habitat Requirements for Chesapeake Bay Living Resources. Chesapeake Bay Living Resources Task Force D1-D13, 63 p.

Ingersoll E., 1881. The history and present condition of the fishery industries. The oyster industry 10th Census of the US. Washington DC Dept. of Interior : 156-180.

Jensen W.P., 1981. Leased bottoms and the Maryland oyster fishery. *In* : Oyster culture in Maryland 1980 (D. Webster, ed.). *A proceedings Univ. Maryland Coop Ext. Serv., UM SG MAP* 81-01 : 117-127.

Kennedy V.S. & Breisch L.L., 1981. Maryland's oysters : Research and Management. Sea Grant Program Publ. UM-SG-TS-81-04. University of Maryland, College Park, 286 p.

Kennedy V.S. & Krantz L.B., 1982. Comparative gametogenic and spawning patterns of the oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin) in central Chesapeake Bay. *Journal of Shellfish Research* **2**(2) : 133-140.

Kennedy V.S. & Breisch L.L., 1983. Sixteen decades of political management of the oyster fishery in Maryland's Chesapeake Bay. *Journal of Environmental Management*, **16** : 153-171.

Korringa P., 1952. Recent advances in oyster biology. *Quarterly Review of Biology*, **27** : 266-308 and 339-365.

Korringa P., 1976. Farming the cupped oysters of the genus *Crassostrea*. Elsevier, New-York : 208 p.

Krantz G.E, 1989. Maryland Oyster Population Status Report. State of Maryland, Dept. of Natural Resources, 23p.

Krantz G E., Meritt D.W., 1977. An analysis of trends in oyster spat set in the Maryland portion of the Chesapeake Bay. *Proceedings of the National Shellfisheries Association*, **67** : 53-59.

Larsen P.F., 1974. Quantitative studies of the macrofauna associated with the mesohaline oyster reefs of the James River. PhD. Dissertation. School of Marine Science, College of William and Mary, Virginia, 182 p.

Lough R.G., 1975. A reevaluation of the combined effects of temperature and salinity on survival and growth of Bivalve larvae using response surface techniques. *Fishery Bulletin*, **73**(1) : 86-94.

Lunz G.R., 1947. *Callinectes* versus *Ostrea*. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*, 63 : 81.

MacInnes J.R. & Calabrese A., 1978. Response of embryos of the American oyster, *Crassostrea virginica* to heavy metals at different temperatures. *In* . Physiology and behavior of marine organisms. (D.S. Mc Lusky and A.J. Berry, eds). Proc. 12 th Eur Mar. Biol. Symp., Pergamon Press, Oxford : 195-202.

MacKenzie C.L., 1983. To increase oyster production in the Northeastern United States. *Marine Fisheries Review*, 45 : 1-22.

Mackin J.G., Owen H.M. & Collier A., 1950. Preliminary note on the occurrence of a new protistan parasite, *Dermocystidium marinum* n. sp. in *Crassostrea virginica* (Gmelin). *Science*, **111** : 328-329.

Mann R., Burreson E.M. & Baker P.K., 1991. The decline of the Virginia oyster fishery in Chesapeake Bay : considerations for introduction of non-endemic species, *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793). *Journal of Shellfish Research*, **10**(2) : 379-388.

Maryland Department of Natural Resources, 1985. Preliminary review : Current status of Maryland's oyster Resources, Maryland DNR Report, 64 p.

Maryland Department of Natural Resources, 1987. Status and trends 1987 : Maryland's Oyster Resources. Maryland DNR Report, 63 p.

Menzel R.W. & Hopkins S.H., 1955. The growth of oysters parasitized by the fungus *Dermocystidium marinum* and by the trematode *Bucephalus cuculus*. *Journal of Parasitology*, **41** : 333-343.

Meyers J.A., Burreson E.M., Barber B.J. & Mann R., 1991. Susceptibility of diploid and triploid Pacific oysters, *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) and Eastern oysters *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791) to *Perkinsus marinus*. *Journal of Shellfish Research*, **10**(2) : 433-437.

Newell R.I.E., 1985. Physiological effects of the MSX parasite *Haplosporidium nelsoni* (Haskin, Stauber and Mackin) on the American oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin). *Journal of Shellfish Research*, 5(2) : 91-96.

Newell R.I.E., 1988. Ecological changes in Chesapeake Bay : are they the result of overharvesting the American oyster, *Crassostrea virginica*? *In* : Understanding the Estuary . Advances in Chesapeake Bay Research. Chesapeake Research Consortium, Publication **129** CBP/TRS 24/88 : 536-546.

Officier C.B., Smayda T.J. & Mann R., 1982. Benthic filter feeding : a natural eutrophication control. *Marine Ecology Progress Series*, 9 : 203-210.

Otto S.V. & Krantz G.E , 1976. An epizootic of "Dermo" disease in oysters in the Maryland portion of the Chesapeake Bay. *Proceedings of the National Shellfisheries Association*, **67** : 121.

Paynter K.T. & DiMichele L., 1990. Growth of tray cultured oysters in the Chesapeake Bay. *Aquaculture*, **87** : 289-297.

Roche G., 1897. La culture des mers. Bibliothèque Scientifique Internationale, Tours : 162-312.

Rothschild B.J. & Staag C., 1993. Populations dynamic of the Blue crab *Callinectes sapidus* in Chesapeake Bay. (in press).

Rothschild B.J., Ault J.S., Goulletquer P., Tsai C.F., Homer M., Chai A.L., Li H., Golden B., Wang Q., DiNardo G., Héral M., Bacher C. & Prou J., 1991. Assessment of the natural and repletion population of American oyster *Crassostrea virginica* in the Chesapeake Bay. Report of Chesapeake Biological Laboratory to Maryland Department of Natural Resources. University of Maryland UMCEES[CBL] 91-049. Solomons, Maryland.

Rothschild B.J., Ault J.S., Goulletquer P. & Héral M., 1994. Decline of the Chesapeake Bay Oyster Population : A Century of Habitat Destruction and Overfishing. *Marine Ecology Progress Series*, (in press).

Schubel J.R., 1968. Suspended sediment of the Northern Chesapeake Bay. *Chesapeake Bay Institute, Technological Report* **35**, 68-2, 264 p.

Schwartz F.J. & Cargo D.G., 1960. Recent records of the xanthid crab, *Panopeus herbstii* from Maryland and Virginia waters. *Chesapeake Science*, **1** : 201-202.

Seliger H.H. & J.A., Biggley W.H., 1985. Catastrophic anoxia in the Chesapeake Bay in 1984. *Science*, **228** : 70-73.

Seliger H.H. & Boggs J.A., 1988a. Evidence for loss of suitable benthic habitats for oysters in tributaries of the Chesapeake Bay. *In* : Understanding the Estuary : Advances in Chesapeake Bay Research. Chesapeake Research Consortium, Publication 129. CBP/TRS 24/88 : 111-127.

Seliger H.H. & Boggs J.A., 1988b. Long term pattern of anoxia in the Chesapeake Bay. *In* : Understanding the estuary . Advances in Chesapeake Bay Research. Chesapeake Research Consortium, Publication **129**. CBP/TRS 24/88 : 570-583.

Shaw W.N , 1967. Seasonal fouling and oyster setting on asbestos plates in Broad Creek, Talbot County, Maryland 1963-65. *Chesapeake Science*, **8** : 228-236.

Shaw N.N., 1969. Oyster setting in two adjacent tributaries of Chesapeake Bay. *Transactions of the American Fisheries Society*, **98** : 309-314.

Truitt R.V., 1925. Oyster problem inquiry of Chesapeake Bay. Third Ann. Rep. Conserv. Dep., State of Maryland, Baltimore, MD : 25-55.

Truitt R.V., 1927. A policy for the rehabilitation of the oyster industry in Maryland. Annual Rep. Md. Conserv. Com., 5 p.

Truitt R.V., 1931. Recent oyster researches on Chesapeake Bay in Maryland. *Chesapeake Biological Lab.*, **3** : 28 p.

Truitt R.V., 1936. Annual Report of the Chesapeake Biological Laboratory, State Press, contribution No 8 Department of Research and Education.

Ulanowicz R.E., Caplins W.C. & Dunnington E.A., 1980. The forecasting of oyster harvest in central Chesapeake Bay. *Estuarine and Coastal Marine Science*, **11** : 101-106.

Webster J.R. & Medford R.Z., 1959. Flatworm distribution and associated oyster mortality in Chesapeake Bay. *Proceedings of the National Shellfisheries Association*, **50** : 89-95.

Whitcomb J.P. & Haven D S., 1987. The physiography and extent of public oyster grounds in Pocomoke sound, Virginia. *Journal of Shellfish Research*, **6** : 55-65.

White M.E., Powell E.N., Ray S.M. & Wilson E.A., 1987. Host to host transmission of *Perkinsus marinus* in oyster *Crassostrea virginica* populations by the ectoparasitic snail *Boonea impressa* (Pyramidellidae). *Journal of Shellfish Research*, 6(1) : 1-5.

White M.E., Powell E.N., Wilson E.A & Ray J M., 1989. The spatial distribution of *Perkinsus marinus* a protozoan parasite, in relation to its oyster host *Crassostrea virginica* and an ectoparasitic gastropod *Boonea impressa*. *Journal of the Marine Biological Association of the U.K* , **69** : 703-717.

Winslow F., 1881. Deterioration of American oyster-beds. *Popular Science Monthly*, New York, 20 : 29-43 and 145-156.

Winslow F., 1884. Present condition and future prospects of the oyster industry. *Transactions of the American Fisheries Society*, , **13** : 148-163.

Wolman M.G., 1968. The Chesapeake Bay. Geology and geography. *In* : Proceedings of the governor's conference on the Chesapeake Bay.

Yates C.C., 1913. Summary of survey of oyster bars of Maryland 1906-1912. US Coast and geodetic Survey. Washington DC, 81p.

Haliotis **23** : 113-123 (1994) Société Française de Malacologie

Aspects biométriques et biochimiques de la croissance de l'huître *Crassostrea virginica* en élevage suspendu à Solomons (Baie de Chesapeake)

Philippe GOULLETQUER [1], *Jean PROU* [2] *et Maurice HÉRAL* [2]

ABSTRACT

Growth and proximate biochemical composition of the Eastern oyster *Crassostrea virginica* by using suspended culture at Solomons (Chesapeake Bay)

Growth and proximate biochemical composition of the American oyster *Crassostrea virginica* were studied in the Patuxent river (Maryland), located in the middle reach of the Chesapeake bay (U.S.A.). The effects of stocking densities and environmental variables (depth, temperature) were examined in 1989-1990 on oyster population by using off-bottom culture. No significant density effect was observed on the shell growth, which is described by using a seasonally oscillating function. In contrast, the meat growth and the proximate biochemical composition were both affected by the stocking density and the depth location. The variability of the resulting effects was observed based on a seasonal trend. Different hypothesis mainly related to environmental conditions (food availability, current speed) are presented. Study implications on the oyster management in the Chesapeake bay are discussed.

RÉSUMÉ

La croissance et la composition biochimique de l'huître américaine *Crassostrea virginica* sont étudiés dans la rivière Patuxent, située dans la partie médiane de la baie de Chesapeake (U.S.A.). L'effet de la densité et de la profondeur d'élevage ainsi que de la température sont testés en 1989 et 1990 sur une population d'huîtres en élevage suspendu. La croissance de la coquille ne montre pas d'effet significatif de la densité d'élevage. Un modèle de la croissance en longueur avec oscillation saisonnière est établi. Les effets de la densité et de la profondeur sur l'évolution du poids de chair sèche et des composants biochimiques mettent en évidence une tendance saisonnière. Différentes hypothèses (quantité et qualité de la nourriture, effet de la vitesse du courant) sont présentées. Les implications de ces résultats sur l'aménagement de la baie de Chesapeake dans le cadre d'une réhabilitation de l'huître sont discutées.

INTRODUCTION

La baie de Chesapeake s'étend sur plus de 300 km du Nord au Sud et 550000 hectares. Historiquement, la pêcherie de l'huître *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791) est la plus importante de la baie. Une analyse des données historiques a individualisé une période de forte production de 1840 à 1890 (Héral *et al.*, 1990). La production a dépassé 600 000 tonnes pour le seul état du

[1] Chesapeake Biological Laboratory, CEES, Box 38, Solomons, MD 20688, (USA); adresse actuelle: I.F.R.E.M.E.R., Ressources Aquacoles, BP 32, 14520 Port-en-Bessin (France).

[2] I.F.R.E.M.E.R., LABEIM, BP 133, 17390 La Tremblade, (France)

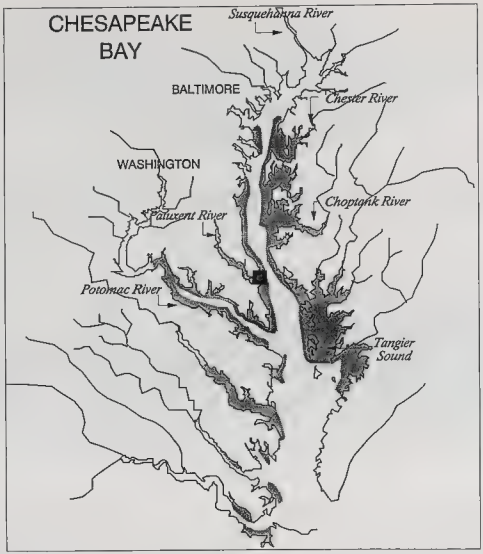


Figure 1. Localisation du site expérimental.

Maryland, accompagnée d'une surpêche et d'une destruction des bancs naturels. Après une deuxième période (1900-1980) de décroissance puis de stabilité de la production (80 000 tonnes), la période récente (1981-1991) montre un déclin très net de la production caractérisée par des mortalités occasionnées par l'apparition de deux parasites *Haplosporidium nelsoni* (MSX) et *Perkinsus marinus* (Dermo disease) et par la dégradation de la qualité des eaux de la baie.

Depuis 1961, afin de favoriser l'amélioration du recrutement, le Department of Natural Resources du Maryland immerge chaque année 200 000 tonnes de coquilles d'huîtres fossiles dans des zones de captage. L'envasement de ces bancs reconstitués, les mortalités enregistrées à la repêche, la prédation par le crabe bleu et la surpêche de la part des professionnels n'ont pas permis de retrouver les niveaux antérieurs de production. Aussi, depuis 1983, un programme de recherche a été développé au Chesapeake Biological Laboratory (C.B.L.) afin d'évaluer puis d'optimiser l'aménagement et, si nécessaire, de proposer des alternatives. L'estimation des stocks et l'influence des facteurs du milieu sur le recrutement sont les deux premiers volets de ce programme. Enfin, des

expérimentations in-situ ont été menées en 1989 et 1990 avec pour objectifs la détermination des paramètres qui contrôlent les performances de croissance et de survie des populations d'huîtres: effet profondeur et effet densité pour une population située dans un environnement eutrophe. L'ensemble du programme doit donc permettre aux aménageurs de s'appuyer sur un modèle biologique de dynamique du stock existant afin de reconsidérer les programmes de recrutement, de repeuplement et de mettre en place une stratégie d'implantation d'une aquaculture aujourd'hui inexistante.

Ce travail préliminaire est limité à un seul site sur les trois testés et propose les traitements statistiques nécessaires à la description de l'évolution temporelle des paramètres de la croissance du point de vue biométrique et biochimique.

MATERIELS ET METHODES

Le site expérimental choisi se situe devant le C.B.L. à Solomons Island dans la partie médiane de la baie de Chesapeake (Fig.1). La profondeur est d'environ 8 mètres et le marnage de 1 mètre. Compte tenu des problèmes d'échantillonnage résultant des faibles densités d'huîtres sur les bancs naturels et de l'activité professionnelle sur les bancs de repeuplement, le protocole choisi est basé sur les techniques d'élevages suspendus de population contrôlée. Ce protocole suit les expérimentations préalables de Beaven (1950, 1953), Shaw (1966, 1972), Abbe (1987), Paynter et Dimichele (1990).

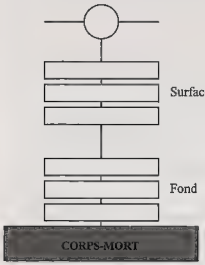


Figure 2. Dispositif expérimental.

Un stock de 20 000 huîtres a été dragué en Juillet 1989 sur un banc naturel situé à proximité du site choisi, à l'embouchure de la rivière Patuxent. Lapopulation est répartie selon trois classes de taille. Le naissain de 1988, d'une taille de 40± 8 mm est aisément identifié par l'absence de fouling et l'aspect de la coquille. En l'absence de tout critère d'âge, les huîtres restantes sont séparées en taille inférieure ou supérieure à la taille commercialisable (76 mm). Les lots d'huîtres de taille moyenne sont situés dans des casiers plastique de type «PLENO». Un lot est placé à un mètre sous la surface et l'autre à un mètre du fond. Pour chaque profondeur trois densités d'élevage sont testées : 220, 360, et 660 huîtres.m^{-2}. La figure 2 montre le protocole utilisé pour la mise en place de l'élevage. Deux lots d'huîtres juvéniles (taille moyenne 40 mm) sont placés selon le même protocole à une densité de 360.m^{-2}. La croissance d'huîtres de taille commercialisable est étudiée sur un seul lot placé en surface suite à la faible abondance de cette classe d'âge. Après la mise en élevage en Juillet 1989, 13 séries de mesures sont effectuées jusqu'à la fin de l'expérience en Juillet 1990.

Croissance en longueur

A chaque date de mesure, les mêmes 30 animaux sont mesurés sur la longueur définie comme la plus grande distance séparant l'umbo du bord opposé de la coquille, perpendiculairement à l'axe de la charnière. Après la mesure, les huîtres sont replacées dans le casier d'élevage. Seule la mesure de longueur est effectuée, le fouling interdisant toute mesure pondérale. La longueur est aussi utilisée pour définir la taille minimale de commercialisation, ce qui justifie l'emploi de cette variable pour l'établissement d'un modèle de croissance même si le poids total est généralement plus significatif pour décrire la biologie de l'espèce.

Constituants biochimiques de la chair

Les séries de mesure sont espacées de 15 jours pendant la période de reproduction et d'un mois après octobre. Les mesures sont effectuées sur les lots de surface et de fond pour la seule densité moyenne de 360 individus par m^2. A chaque date, un échantillon de 10 animaux est prélevé, ramené au laboratoire et placé 24 heures dans de l'eau du milieu filtrée (1 mm) afin de vider le tractus digestif de l'huître.

Sur chaque huître, la mesure de la longueur et du poids total est effectuée. Après ouverture, le poids de chair fraîche est déterminé. La chair est lyophilisée pendant 36 heures et pesée au centième de milligramme. Une fraction du poids sec est prélevée pour l'analyse des composants biochimiques. Le poids de la coquille est estimé après séchage à 60°C pendant 24 heures.

Le dosage des protéines est effectué par la méhode de Lowry *et al.* (1951) après extraction à la soude normale (1N). Les lipides totaux sont extraits dans un mélange de chloroforme et de méthanol (Bligh et Dyer, 1959) et analysés par la méthode de Marsh et Weinstein (1966). Les glucides et glycogène sont précipités dans l'éthanol à 99% et dosés par la méthode au folin phénol décrite par Dubois *et al.* (1956). Ces méthodes ont été précédemment décrites par Deslous-Paoli et Héral (1988).

TRAITEMENTS STATISTIQUES

Croissance

De nombreux auteurs ont modélisé la croissance en longueur des bivalves par une fonction non linéaire, issue du modèle général de Von Bertalanffy (1938) :

$$L_f = L_{inf}\,[1 - \exp\,[-\,K\,(t - t_o)]] \qquad (1)$$

Pauly et Gaschütz (1979) modifie ce modèle en y incluant une fonction sinusoïdale du temps. Cette transformation s'avère indispensable pour expliquer les croissances à forte saisonnalité :

$$L_f = L_{inf}\,[[1 - \exp\,[-\,K\,(t - t_o) + (CK/2p)\,\sin\,(t - t_s)]] \qquad (2)$$

Appeldoorn (1987) définit un nouveau modèle dérivé de celui de Pauly et Gaschütz (1979). Basé sur le principe des modèles de marquage-recapture, cette formulation ne nécessite plus la connaissance de l'âge absolu des individus :

$$L_f = L_{inf} - (L_{inf} - L_i)\,.\,\exp\,[-\,Kd + (CK/p)\,\sin\,(-pd)\,\cos\,(p\,(2t + d - 2M))] \qquad (3)$$

Les variables sont :

L_i= longueur de la coquille en millimètre à t

L_f = longueur de la coquille en millimètre à t+d

d = intervalle de temps entre deux dates de mesure

t = jour de la mesure initiale exprimée en fraction d'année à partir du 1er Janvier.

Les paramètres à estimer sont :

L_{inf} = longueur asymptotique

K = paramètre de croissance

C = Amplitude de l'oscillation

M = Jour de la croissance maximale exprimée en fraction d'année à partir du 1er Janvier.

L'équation (3) peut être modifiée en une forme linéaire en K :

$$\mathrm{Ln}\,[(L_{inf} - L_f)/(L_{inf} - L_i)] = K\,[-\,d + (C/p)\,\sin\,(-\,pd)\,\cos\,(p(2t + d - 2M))] \qquad (4)$$

Schnute (1982) fournit une méthode par simplex pour l'estimation des paramètres d'équations non linéaires par la méthode des moindres carrés.

Constituants biochimiques

L' analyse de covariance est utilisée pour le traitement des évolutions de poids sec et des constituants biochimiques. Le modèle utilisé est le suivant :

$$Y_{ik} = (a+a_i)X_{ik} + (b+b_i)+e_{ik} \qquad (5)$$

Y_{ik} est le logarithme népérien du constituant étudié pour le facteur i et l'individu k, et X_{ik} le logarithme népérien de la longueur. Pour chaque facteur le nombre de modalités est p.

Les facteurs étudiés sont :
-la date i=1, p; p=14
-la profondeur i=1, p; p=2
-la densité i=1, p; p=3
Ainsi, les coefficients des régressions linéaires sont calculés pour chaque modalité du facteur.

La formule : $$\frac{[SCE(6)-SCE(5)]/(2p-2)}{[SCE(5)](N-2p)}$$

suit une distribution de Fisher à (2p-2) et (N-2p) degrés de liberté. SCE(6) est la somme des carrés résiduelle du modèle réduit $Y_k = aX_k + b + e_k$ (6) dérivé de (5) par l'hypothèse $a_i = a_i = 0$. Pour chaque facteur (date, profondeur, densité), la variable étudiée est recalculée par le modèle en fixant la longueur de coquille à 70 mm, taille moyenne mesurée au cours de l'expérience.

RESULTATS

Croissance

Les croissances observées sur le site sont présentées à la figure 3. La croissance apparaît plus forte sur les lots de taille initiale plus petite. On note une période de croissance entre Avril et Novembre lorsque la température de l'eau est au-dessus de 10°C (fig. 4). Un arrêt de croissance hivernal est observé de Décembre à Mars. Cette période correspond aux minima des températures enregistrées dans la baie pendant cette période. Une diminution de la longueur moyenne observée sur certains lots est à mettre en relation avec les mauvaises conditions climatiques pouvant entraîner la cassure d'une partie de la coquille dernièrement calcifiée.

Modèle de croissance

La forte tendance saisonnière de la croissance justifie l'emploi d'un modèle incluant une modulation de périodicité annuelle. La longueur asymptotique est prédéterminée à partir des mesures recueillies sur les 3 sites d'élevage et estimée à 120 mm. Dans la rivière Patuxent, seuls 5 % des huîtres possèdent une taille supérieure à la longueur asymptotique. Une estimation des paramètres K, C, M du modèle (3) est effectuée sur les 99 données disponibles. Le modèle permet une simulation de la croissance en longueur sur 10 ans (fig. 5). La taille de commercialisation de 76 mm est atteinte entre la 3ème et la 4ème saison de croissance. Le paramètre M = 0.59 permet d'estimer la date de croissance maximale vers la fin du mois de Juillet. Cette date correspond aussi au maximum des températures enregistré pendant l'année 1989 sur le site (29°C).

Effet profondeur et densité d'élevage

Les paramètres L_{inf} = 119.2, C = 1.52, M = 0.59 étant fixés pour le site, le modèle (4) permet la détermination du paramètre K pour chaque facteur. Les effets sont testés en comparant la somme des carrés résiduelle du modèle (4) $Y_{ik} = (K+K_i)X_{ik}+e_{ik}$ avec celle du modèle réduit $Y_k = KX_k+e_k$. Le tableau 1 ne montre aucun effet significatif de la profondeur d'élevage ni de la densité sur la croissance en longueur des huîtres.

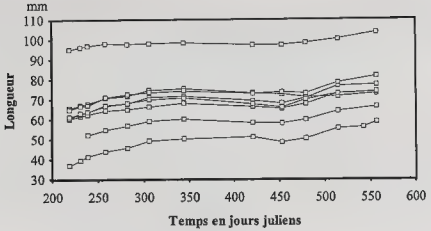


Figure 3. Croissances en longueur observées à Solomons en 1989-1990 (X est exprimé en jours juliens).

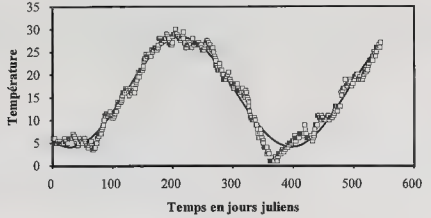


Figure 4. Température observée(°C) à la station CBL. X est exprimé en jours à partir du 1er janvier 1989. Modèle prédictif: T(°C) =-12.1 sin(2pt/365+1.068) + 16.22.

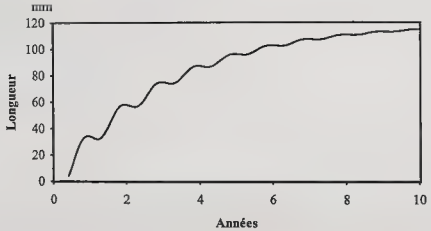


Figure 5. Simulation de la croissance en longueur à la station CBL. Linf=119.2, K=0.33; C=1.52; M=0.59; N=99; Somme des carrés résiduels=201.

EFFET	K	
SURFACE	0.32	
FOND	0.27	
PROFONDEUR		NS
DENSITE 220/M2	0.24	
DENSITE 360/M2	0.31	
DENSITE 660/M2	0.36	
DENSITE		NS

Tableau 1. Effets de la profondeur et de la densité sur la valeur du paramètre de croissance K.

Constituants biochimiques

Les analyses de covariance appliquées au poids sec et aux protéines, lipides, glucides et glycogène permettent de tester l'effet des différents facteurs. Des coefficients de régression sont produits pour chaque modalité du facteur. Ainsi, l'effet date de prélèvement sur le poids sec des huîtres est détaillé dans le tableau 2.

DATE	$\alpha+\alpha_i$	$\beta+\beta_i$	R^2	Nb	Pr	De
16/07/89	2.00	-1.62	0.76	40	-	-
09/08/89	2.45	-3.54	0.80	105	S	S
21/08/89	2.57	-4.07	0.88	110	NS	S
29/08/89	2.58	-3.95	0.86	123	NS	S
20/09/89	2.65	-4.26	0.84	125	NS	S
10/10/89	2.66	-4.14	0.80	122	NS	S
06/11/89	2.69	-4.11	0.85	125	NS	S
14/12/89	2.51	-3.27	0.73	125	NS	S
26/02/89	2.66	-3.91	0.83	125	S	NS
28/03/89	2.57	-3.65	0.71	124	S	NS
26/04/90	3.08	-5.72	0.86	121	S	S
29/05/89	2.58	-3.64	0.66	73	S	NS
22/06/90	2.57	-3.97	0.61	30	S	-
16/07/90	2.49	-3.93	0.49	79	NS	S

Tableau 2. Paramètres de la régression Ln(poids sec)/Ln(longueur). Effet de la densité et de la profondeur d'élevage sur le poids sec.

	F
PROTEINES	3.99
LIPIDES	13.97
SUCRES TOTAUX	22.49
GLYCOGENE	11.89

Tableau 3. Effet de la date de prélèvement sur les différents constituants biochimiques. Prob[F(26;239)>1.46]=0.05.

De même, une nette évolution saisonnière des constituants biochimiques est observée en particulier pour les lipides et les sucres (Tableau 3). Les coefficients de corrélation sont hautement significatifs. Les figures 6 et 7 montrent la reconstitution de l'évolution du poids sec des proteines

lipides glucides et glycogène pour une longueur constante (70 mm). Tous les constituants de la chair présentent une forte augmentation pendant la période automnale de septembre à décembre. Cet engraissement se situe juste après les faibles valeurs enregistrées pendant l'été, période de gamétogénèse et de ponte. Une ponte tardive est localisée entre le 20/08/89 et le 20/09/89. Le glycogène qui représente près de 80% des glucides en été et en début d'automne se stabilise dès le 10/10/89 au profit des sucres libres. Les données de poids sec disponibles en 90 montrent un léger

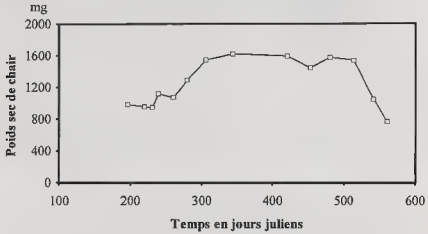


Figure 6. Evolution du poids sec à la station CBL pour une huître standard de 70 mm.

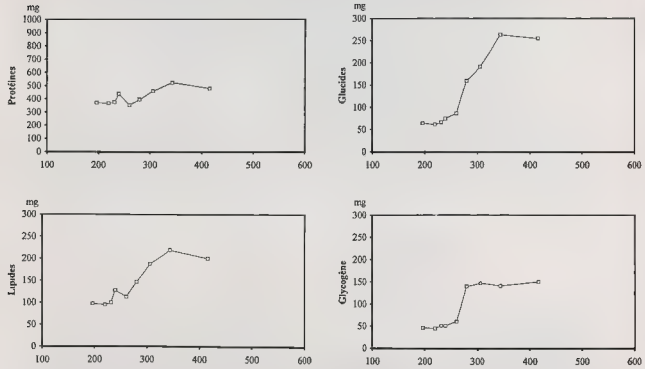


Figure 7. Evolution des constituants biochimiques à la station du CBL pour une huître standard de 70mm.

amaigrissement à la fin de l'hiver (28/03/90). Au printemps 1990, un faible engraissement permet le développement de la gamétogénèse et une ponte très importante dès le mois de Juin 1990. Le tableau 2 montre un effet significatif de la densité pendant la période d'engraissement de l'animal (automne), la densité la plus faible montrant l'accumulation la plus forte de réserves. Un engraissement préférentiel des huîtres de surface est observé au printemps au moment de la forte croissance de la coquille.

DISCUSSION

L'évolution de la croissance de la coquille de l'huître américaine *Crassostrea virginica* dans la baie de Chesapeake a été préalablement décrite par Beaven (1950, 1953), Shaw (1972) et Paynter et Dimichele (1990). Jusqu'à présent, seules les modélisations effectuées par McHugh et Andrews (1987) selon la méthode de Walford (1946) et Abbe (1987) selon un modèle exponentiel, sont disponibles. Le modèle présenté ici permet de suivre correctement l'évolution ainsi que la date de la croissance maximale de coquille (M).

Aucun effet de la densité ni de la profondeur n'ont été observé sur l'évolution de la croissance de la coquille qui apparaît principalement corrélée à la température. Par contre, l'évolution du poids de chair sèche comme celle des constituants biochimiques est généralement considérée comme une fonction de la quantité de nourriture disponible par individu (Goulletquer et Bacher, 1989; Héral *et al.*, 1987). Les variations spatio-temporelles de la nourriture (date, profondeur) affectent les performances de croissance de l'huître, également fonction de la densité d'élevage. Pendant la période expérimentale, on observe une forte augmentation du poids sec en période printanière et automnale, accompagnée par un accroissement simultané des lipides et du glycogène jusqu'en décembre. Un très faible amaigrissement est observé en hiver, associé à une transformation des lipides en sucres libres. De plus le gain en poids sec, consécutif à la ponte, est très rapide, comme l'ont déjà signalé Kennedy et Krantz (1982). Ces éléments démontrent que la capacité trophique du milieu est élevée tout au long de l'année et ne semble pas constituer un facteur limitant la croissance des huîtres, contrôlée par le cycle thermique. Par opposition, la capacité spécifique d'un écosystème comme celui de Marennes-Oléron induit de forts amaigrissements associés à des pertes très marquées de lipides et de sucres en période automnale et hivernale (Deslous-Paoli et Héral, 1988). Par ailleurs, à la différence de Abbe et Sanders (1988), dans la partie amont de la rivière Patuxent, sensible aux fortes variations de température et de salinité, aucune tendance à l'amaigrissement n'a été observée pendant la période expérimentale. En outre, lors de ces expériences, la mortalité cumulée est restée très faible (<10%), liée à l'absence de parasites du type MSX et *Perkinsus marinus* (Krantz, comm. pers.). Toutefois, l'expérimentation a permis de mettre en évidence à une échelle plus fine, des effets significatifs de la profondeur et de la densité d'élevage sur l'évolution du poids de chair sèche. Plusieurs hypothèses qui nécessiteraient des études complémentaires peuvent être proposées pour expliquer ces différences. Elles peuvent être liées à des modifications de la courantologie, de la nourriture disponible, de la charge particulaire près du fond et de la combinaison des trois.

La première hypothèse tient compte de l'évolution des courants sur le site expérimental. Pour une concentration de nourriture assimilable égale, c'est le taux de renouvellement de la nourriture et de l'évolution spatio-temporelle de la vitesse du courant qui peuvent expliquer les différences observées. Selon Beaven (1950, 1953), le site est caractérisé par de faibles courants confirmés par Kincaid et Olson (1988) qui décrivent une variabilité annuelle de la vitesse du courant de 5 à 50 $cm.s^{-1}$ dans la rivière Patuxent.

La seconde hypothèse tient compte de la quantité de nourriture. En période automnale (août-décembre), la nourriture assimilable serait distribuée de façon homogène dans la colonne d'eau mais serait en concentration plus restreinte qu'au printemps. Un effet de la densité d'élevage sur le poids de chair sèche est alors noté, sans effet de la profondeur. Par contre, en période hivernale et printanière (Février-Juin), la quantité (phytoplancton) et la qualité (% de manière minérale) de

nourriture assimilable ne serait pas distribuée de façon homogène dans la colonne d'eau. Ceci induit un effet de la profondeur d'élevage sur la croissance. Pendant le bloom phytoplanctonique printanier, l'effet de la densité est limité par la forte quantité de nourriture disponible alors qu'il existe un gradient de concentration du phytoplancton en période de bloom en fonction de la profondeur (E.P.A., 1989, comm. pers.). La plus forte concentration est située dans les 3 premiers mètres, près de la surface.

Pour l'aménagement de la pêcherie d'huîtres, plusieurs remarques peuvent être formulées. La forte variabilité de la période de ponte entre 1989 et 1990 implique une flexibilité importante du programme de captage dans la détermination des périodes adéquates de semis de coquilles. Cette hypothèse est confirmée par de récents suivis expérimentaux de captage (Goulletquer, 1990).

L'établissement d'un modèle de pêche nécessite l'utilisation d'une courbe de croissance représentative du potentiel de la population d'huîtres. Si la longueur asymptotique (L_{inf}) de 120 mm semble représentative de la population étudiée et de celle observée sur les bancs naturels de la rivière Patuxent, il n'en va pas de même dans d'autres secteurs de la baie de Chesapeake. Des longueurs de plus de 170 mm ont été observées dans le cadre de l'estimation des stocks d'huîtres de la rivière Choptank (Goulletquer, 1990). Kent (1988) cite également des longueurs de 250 mm. Ceci peut résulter, soit de l'existence de sous-populations au potentiel génétique de croissance supérieur (Paynter 1988), soit d'un environnement plus favorable en terme de croissance ou de survie pour les individus les plus âgés.

Un aménagement global de la population d'huîtres de la baie nécessiterait donc au préalable une comparaison des courbes de croissance en fonction des différents secteurs de production. Une telle étude peut être effectuée dans un cadre expérimental similaire à celui-ci ou bien par une approche de dynamique de population (analyse de cohorte) basée sur un suivi pluriannuel des bancs lors des programmes d'évaluation des stocks.

BIBLIOGRAPHIE

Abbe G., 1987. Lecture notes on coastal and estuarine studies. *In : Ecological studies in the middle reach of Chesapeake Bay* (K.L. Heck Jr. editor) : 142-166. Springer Verlag.

Abbe G. & Sanders S., 1988. Rapid decline in oyster condition in the Patuxent River, Maryland. *Journal of Shellfish Research*, 7(1) : 57-59.

Appeldoorn R.S., 1987. Modification of a seasonnally oscillating growth function for use with mark-recapture data. *Journal du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, **43** . 194-198.

Beaven G.F., 1950. Growth observations of oysters held on trays at Solomons Island, Maryland. *Proceedings of the National Shellfisheries Association*, **38** : 43-49.

Beaven G.F, 1953. Some observations on rate of growth on oysters in the Maryland area. *Proceedings of the National Shellfisheries Association*, **43** : 90-98.

Bertalanffy L. von, 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws. II) *Human Biology*, **10** : 181-213.

Bligh E. & Dyer W., 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Canadian Journal of Biochemistry and Physiology*, **37** : 911-914.

Deslous-Paoli J.M. & Héral M., 1988. Biochemical composition and energy value of *Crassostrea gigas* (Thunberg) cultured in the bay of Marennes-Oléron. *Aquatic Living Resources*, **1** : 239-249.

Goulletquer P., 1990. Rehabilitation of the Maryland Industry. UMCEES/CBL 90-131 . 11-22.

Goulletquer P. & Bacher C., 1988. Empirical modelling of the growth of *Ruditapes philyppinarum* by means of non linear regression on factorial coordinates. *Aquatic Living Resources*, **1** : 141-154.

Héral M., Deslous-Paoli J.M., Prou J., & Razet D., 1987. Relations entre la nourriture disponible et la production de mollusques en milieu estuarien : variabilité temporelle de la colonne d'eau. *Haliotis*, **16** : 149-158.

Héral M., Rothschild B.J. & Goulletquer P., 1990. Decline of Oyster Production in the Maryland Portion of the Chesapeake Bay. *I.C.E.S.*, CM 1990/K : 20, 37 p.

Kennedy V.S. & Breisch L.L., 1981. Maryland's oysters : Research and Management, Maryland Sea Grant. 286 p.

Kennedy V. & Krantz L., 1982. Comparative gametogenic and spawning patterns of the oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin) in central Chesapeake bay. *Journal of Shellfish Research*, **2** : 133-140.

Kent B., 1988. Making dead oysters talk. Maryland Historical Trust, 107 p.

Kincaid C., Olson P. &Wang H., 1988. A numerical investigation of circulation and salt distribution in the Patuxent River Estuary. *In* : Understanding the Estuary : Advances in Chesapeake Bay Research. US EPA. CBP/TRS 24/88 : 323-351.

Lowry O., Roseborough N., Farrand L. & Randall R., 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent. *Journal of biological chemistry*, **193** : 263-275.

McHugh J.L. & Andrews J.D., 1955. Computation of oysters yields in Virginia. *Proceedings of the National Shellfisheries Association*, **45** : 217-239.

MacKenzie C.L., 1983. To increase oyster production in the Northeastern United States. *Mar. Fish. Review*, **45**(3) : 1-22.

Marsh J. &Weinstein D., 1966. Simple charring method for determination of lipid. *Journal of Lipid Research*, **7** : 574-576.

Pauly D. & Gaschütz G., 1979. A simple method for fitting oscillating length growth data, with a program for pocket calculators. *I.C.E.S.* CM 1979/G : 24. Demersal Fish.Ctte., 26 p.

Paynter K., 1988. Genetic analysis of oysters that grow at different rates. *In* : Understanding the Estuary : Advances in Chesapeake Bay Research. US EPA. CBP/TRS 24/88 : 38.

Paynter K.T. & Dimichele L., 1990. Growth of tray-cultured oysters (*C. virginica*, Gmelin) in Chesapeake Bay. *Aquaculture*, **87** : 289-297.

Shaw W.N., 1966a. Advances in off-bottom culture of oysters. *Proc. Gulf. Carib. Fish. Inst* **19** : 108-115.

Shaw W.N., 1966b. The growth and mortality of seed oysters, *Crassostrea virginica*, from Broad Creek, Chesapeake Bay, MD, in high and low-salinity waters. *Proceedings of the national Shellfisheries Association*, **56** : 59-63.

Shaw W.N., 1972. An off-bottom oyster culture demonstration at Oxford, Maryland. *Proceedings of the national Shellfisheries Association*, **62** : 7.

Schnute J., 1982. A manual for easy non linear parameter estimation in fishery research with interactive microcomputer program. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, L, ISSN 0706-6457, 131 p.

Walford L.A., 1946 A new graphic method of describing the growth of animals. *Biological Bulletin*, **90**(2) . 141-147.

Haliotis **23** : 125-137 (1994) Société Française de Malacologie

Observations des éléments structuraux intervenant dans les mécanismes de nutrition préingestifs chez l'huître japonaise *Crassostrea gigas*

Laurent BARILLÉ [1,2]

ABSTRACT

Observations of feeding structures involved in preingestive mechanisms in the Japanese oyster *Crassostrea gigas*

Recent feeding-physiology experiments have shown that the Japanese oyster *Crassostrea gigas* was able to operate a selection among inorganic and organic particles before ingestion. However, the underlying mechanisms are not well understood. Anatomical observations of different structures which may play a role in the selection processes are brought together and submitted to the actual knowledge on bivalve feeding. The mantle lobes, the ciliary structure of the ordinary filaments, the marginal ventral groove and the labial palps are described.

RESUME

Les études expérimentales menées en écophysiologie sur la nutrition de l'huître japonaise *Crassostrea gigas*, ont permis de mettre en évidence une sélection préférentielle des particules d'intérêt nutritif pendant la phase préingestive. Cependant, le ou les mécanisme(s) responsable(s) de la sélection des particules n'ont pas été élucidés. Les observations anatomiques des différentes structures susceptibles de modifier la qualité du matériel particulaire, ont été rassemblées et confrontées aux connaissances actuelles sur la nutrition des lamellibranches. Ces observations portent sur les tentacules du bord du manteau, la ciliature des filaments ordinaires de la branchie, la gouttière ventrale marginale et les palpes labiaux.

INTRODUCTION

La modélisation des différents processus physiologiques impliqués dans la nutrition de l'huître japonaise *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) a permis de mettre en évidence l'importance considérable de la fonction de sélection préingestive sur la croissance du bivalve (Raillard *et al.*, 1993). L' huître japonaise, qui représente la plus forte biomasse de mollusque cultivé dans le bassin de Marennes-Oléron, opère en effet une sélection sur la matière particulaire en suspension ayant pour conséquence une ingestion préférentielle des particules d'intérêt nutritif, (Razet *et al.*, 1990; Deslous-Paoli *et al.*, 1992). Cette sélection se situe au niveau de la cavité palléale, sa détermination est réalisée lors d'expérimentations écophysiologiques par l'analyse comparée de la qualité

[1] Laboratoire de Biologie et Biochimie Marines, E.A. 1220, IUT, 15, rue François de Vaux de Foletier, 17026 La Rochelle cedex.

[2] IFREMER, UREA, BP 133, 17390 La Tremblade.

du matériel particulaire disponible pour la nutrition du mollusque et de celle des pseudofèces rejetés avant l'ingestion. Différents paramètres qui caractérisent la qualité de la nourriture ont été utilisés pour mettre en évidence les processus de sélection préingestifs chez divers bivalves. Kiørboe et Møhlenberg (1981), Newell et Jordan (1983), Prins *et al.* (1991) utilisent la concentration en chlorophylle-a, Deslous-Paoli *et al.* (1992), Iglesias *et al.* (1993) la concentration en seston organique, Razet *et al.* (1990), le carbone et l'azote, Shumway *et al.* (1985), les phycoérythrines, Pastoureau *et al.* (1993), les phéophorbides etc... Pourtant si la liste non exhaustive des travaux précédents atteste du caractère indubitable d'un processus de sélection préingestif, ils ne font que constater le résultat d'un mécanisme sans préjuger de celui-ci. Ainsi, en dépit du nombre considérable d'expériences et d'observations, une controverse demeure quand aux mécanismes responsables de la capture des particules, (Jørgensen, 1981, 1989; Silvester et Sleigh, 1984; Shimeta et Jumars, 1991, Way, 1989) et de leur sélection (Newell et Jordan, 1983; Way *et al.* 1989; Beninger, 1991; Beninger *et al.* 1991; Jørgensen, 1990). L'observation directe des éléments structuraux du pallium sur des fragments d'organes ou leur totalité, accompagné d'études histologiques ont permis d'élaborer très tôt des hypothèses concernant le fonctionnement de la branchie et des palpes labiaux, (Kellogg, 1915; Yonge, 1926; Atkins, 1937). L'emploi d'un cytoscope (Bernard, 1974), l'usage de la technique d'insertion d'une fenêtre transparente dans la coquille, (Forster-Smith, 1975, 1978) qui ont contribué à l'évolution des connaissances sont aujourd'hui remplacés par la vidéo-endoscopie, (Ward *et al.*, 1991; Beninger *et al.*,1992), technique moins traumatisante qui permet l'observation *in vivo*. Cependant, la compréhension des mécanismes de capture et de nutrition ne peut que reposer sur une bonne connaissance anatomique et ultrastructurale. Au sein des pseudolamellibranches la famille des Ostreidés en raison de son intérêt économique a fait l'objet de nombreux travaux, dont les importantes contributions de Yonge (1926), Atkins (1937, 1938), Nelson (1938, 1960) et Galstoff, (1964). Néanmoins, les informations concernant l'huître japonaise d'origine indo-pacifique *Crassostrea gigas*, sont nettement plus fragmentaires (Elsey, 1935; Bernard, 1974). L'amélioration des techniques d'observations en microscopie à balayage et en transmission, permet de reconsidérer certaines structures préalablement décrites dont il n'existe qu'une représentation schématique ou artistique (Morrison, 1993).

Cette étude qui regroupe des informations structurales concernant les éléments palléaux de *Crassostrea gigas*, intègre également des observations réalisées sur du matériel vivant, mais n'est nullement exhaustive et doit permettre d'orienter des recherches ultérieures précises.

MATERIEL ET METHODES

Des observations préliminaires en microscopie photonique et microscopie électronique à balayage ont été réalisées sur les branchies et les palpes labiaux de 5 huîtres japonaises adultes *Crassostrea gigas* prélevées dans le bassin de Marennes-Oléron en juin 1991. Les huîtres placées dans des chambres expérimentales ont été alimentées avec des algues phytoplanctonique d'écloserie: *Tetraselmis suecica* et *Chaetoceros calcitrans*. Deux individus alimentés avec une concentration algale inférieure au seuil de production des pseudofèces (5mg/l en seston total) ont été utilisés pour l'étude histologique. La concentration algale a été augmentée pour placer les individus dans des conditions alimentaires situées au-delà du seuil de production de pseudofèces. Les huîtres actives sont immédiatement plongées dans de l'azote liquide. Une expérience complémentaire a été effectuée en décembre 1992 à partir de 6 huîtres *Crassostrea gigas* de 6 cm prélevées dans la même zone que précédemment pour une analyse en microscopie électronique à balayage.

Les portions de branchies prélevées à l'aide d'instruments de microdissection pour l'analyse histologique sont fixées dans du Bouin-Hollande (Gabe, 1968), incluses dans de la paraffine, puis coupées en sections fines de 3 à 5 µm. Les sections transversales de demi-branchies sont traitées par des colorations topographiques: trichrome en un temps et Mann-Dominici. Tout en étant une "excellente méthode générale", cette dernière permet l'étude des cellules neurosécrétrices (Gabe, 1968).

Les échantillons pour la microscopie electronique à balayage sont placés dans un mélange fixateur glutaraldéhyde 3% - cacodylate de sodium 7%- NaCl 7%. Le pH de la solution finale est 7,8 et son osmolarité de 1100 milliosmoles. Ils subissent ensuite une post-fixation à l'osmium avant d'être progressivement déshydratés dans des bains d'acétone de concentration croissante. Du CO_2 est ensuite substitué à l'acétone par un appareil à point critique BALZERS CPD030. Une pellicule d'or de 30 nm est déposée sur les échantillons à l'aide d'un métalliseur BALZERS SCD040. Les pièces métallisées sont examinées à l'aide d'un microscope JEOL JSM-35C. De plus, des observations ont été réalisées sur du matériel vivant. Les mouvements ciliaires à la surface des filaments branchiaux ordinaires, étudiés à partir de fragments branchiaux, ont été enregistrés par un caméscope monté sur un microscope LEITZ Dialux-20.

RESULTATS

L'étude anatomique est agencée suivant l'ordre séquentiel le plus probable selon lequel une particule en suspension véhiculée par le courant inhalant serait confrontée aux différentes structures de la cavité palléale.

Les termes anatomiques sont principalement issus des travaux de Yonge (1926), Atkins (1937, 1938), Galstoff (1964) et Nelson (1960).

Les tentacules du bord du manteau.

Le bord du manteau de *Crassostrea gigas* est constitué de 3 lobes : le lobe externe, le lobe médian et le lobe interne ou rideau palléal. Le lobe interne et le lobe médian sont bordés de tentacules sensitifs. Le lobe interne a la possibilité de se projeter dans la cavité palléale, tout comme Galstoff (1964) l'a observé chez *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1971). La partie externe des tentacules du rideau palléal, prélevés dans la zone inhalante, ainsi que la zone interne du sillon situé entre celui-ci et le lobe médian sont densément couvert de touffes ciliaires et de nombreux grains de sécrétions de mucus sont observés, (Fig.1). Le rôle probable d'interception et de transport est discuté ultérieurement. L'observation de matériel vivant révèle un important transport particulaire de rejet sur les surfaces palléales proches du bord du manteau de la zone inhalante. Ce transport est perpendiculaire au bord du manteau. Des cordons de mucus englobant les particules remontent le long de la face interne des tentacules du rideau palléal et se détachent.

"Chambre de sédimentation".

Un mécanisme de sélection gravimétrique a été proposé par Bernard (1974) chez l'huître japonaise. Les particules minérales d'une densité voisine de 2,6 et d'un diamètre sphérique équivalent supérieur à 14 µm sédimenteraient sous l'influence de la gravité dans une chambre de sédimentation avant d'atteindre les filaments branchiaux. Nos observations ne semblent pas confirmer cette théorie. En effet, des particules minérales de diamètre très supérieur à 14 µm ont été retrouvées en aval de la supposée chambre de sédimentation, notamment sur la face interne des palpes labiaux (fig. 2). Ceci semble exclure un phénomène de sélection passive.

La structure branchiale

Rappels anatomiques

La branchie de *Crassostrea gigas* est constituée de 4 demi-branchies. Chaque demi-branchie est constituée d'une lamelle ascendante et d'une lamelle descendante. Chez l'huître japonaise les 2 demi-branchies internes se rejoignent au niveau de l'axe branchial alors que les 2 demi-branchies externes sont fusionnées avec le manteau. Tout comme chez *Crassostrea virginica*, les extrémités ventrales des demi-branchies sont formées de sillons marginaux (gouttières ventrales marginales), alors qu'il existe 3 sillons dorsaux situés entre les bases des demi-branchies et 2 sillons dorsaux supplémentaires localisés entre l'extrémité des lamelles ascendantes des 2 demi-branchies externes et le manteau. Une représentation schématique de ces structures chez *Crassostrea virginica* est donnée en figure 3.

La branchie de l'huître japonaise est plissée. L'observation de nos échantillons montre que chaque pli est composé de 14 à 20 filaments. Elle est de type hétérorhabdique, possédant une différenciation entre filaments principaux et filaments ordinaires (figures 4 et 5). En microscopie électronique à balayage (et sur le matériel vivant), l'observation des filaments principaux est délicate en raison de leur localisation en profondeur entre chaque pli souvent associé à un état de contraction de la branchie, probablement lié à la fixation, quand bien même les tissus sont traités avec du $MgCl_2$. Au sein de chaque pli, seuls les filaments ordinaires situés à l'apex sont facilement accessibles, contrairement aux filaments situés plus en profondeur ainsi que le dernier filament, adjacent au filament principal, appelé filament de transition en raison de sa structure différente, figure 6.

Capture et transport

Les particules en suspension sont véhiculées par le courant inhalant créé par les battements des cils latéraux qui prennent naissance de chaque côté des filaments dans leur partie médiane, figure 7. Le passage de l'eau de la cavité infrabranchiale à la cavité suprabranchiale se fait au travers des ostias, figures 7 et 8. Selon la théorie traditionnelle de capture et transport, basée sur un concept mucociliaire, les particules sont interceptées par les cils eulatéro-frontaux qui s'étendent de part et d'autre de l'espace interfilamentaire. Les particules sont ensuite expédiées vers les surfaces frontales des filaments branchiaux puis dirigées soit vers l' un des 5 sillons dorsaux soit vers l'un des 4 sillons ventraux. Les particules sont ensuite transportées le long des sillons vers la partie antérieure de la cavité palléale, en direction de la bouche. Le principe de fonctionnement de la branchie assimilé à celui d'un tamis à été remis en question par Jørgensen (1989, 1990) sur la base de calculs hydrodynamiques et d'observation des cils eulatéro-frontaux. Si lors de nos observations en MEB, les cils eulatéro-frontaux ont souvent été aperçus en position verticale, plaqués le long de la ciliature frontale des filaments apicaux, figures 9 et 10, (position considérée par Jørgensen comme caractéristique d'un fonctionnement normal), l'examen de matériel vivant ainsi que l'analyse des images vidéo montre que les cils eulatéro-frontaux, forment un tamis situé dans un plan perpendiculaire au passage du courant inhalant, durant la partie la plus importante de leur cycle de battement (figure 11).

Les particules sont ensuite déposées par les cils eulatéro-frontaux sur les surfaces frontales des filaments branchiaux. L'examen du film vidéo révèle des amas de particules se déplaçant lentement dans la partie médiane des filaments ordinaires apicaux sous l'action des cils frontaux médians. Ces particules sont dirigées vers la gouttière ventrale marginale. Cependant, de part et d'autre de cette zone médiane des particules ont été aperçues à contre courant, se déplaçant beaucoup plus rapidement, sans que l'on puisse distinguer une action ciliaire, celle présumée des cils frontaux, moins nombreux qui bordent les cils de la zone médiane.

Figure 1. Lobe interne du bord du manteau. (a) Les tentacules du lobe interne sont repliés vers l'intérieur de la cavité palléale (barre d'échelle = 100 µm); (b) La partie externe des tentacules est recouverte de groupes de cils (barre d'échelle = 10 µm).

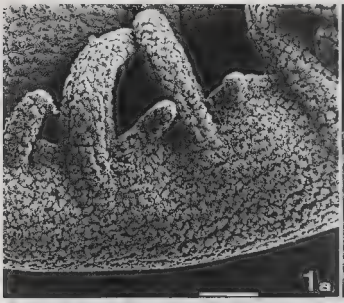
Figure 2. Particule minérale de 100 µm située dans un sillon de la face interne des palpes labiaux (barre d'échelle = 100 µm).

Figure 3. Stéréodiagramme des quatres demi-branchies de *Crassostrea virginica*, redessiné d'après Nelson (1960).

Figure 4. Vue frontale de la branchie dans sa partie médiane montrant la différenciation entre filaments principaux (fp) et les plis constitués de filaments ordinaires (fo) et apicaux (fa). Le trait délimite un pli. Barre d'échelle = 100 µm.

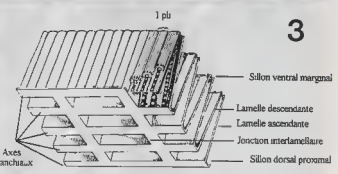
Figure 5. Vue oblique d'une zone de fracture réalisée dans la partie frontale de la branchie illustrant la relation spatiale entre les filaments: principaux (fp), ordinaires (fo) et apicaux (fa). Barre d'échelle = 100 µm.

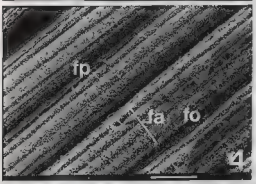
Figure 6. Section transversale d'une demi-branchie. Mh = muscles horizontaux, fp = filament principal, ft = filament de transition. Coloration de Mann-Dominici. Barre d'échelle = 100 µm.

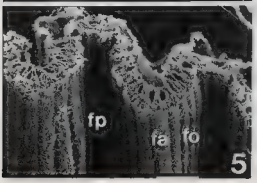

1a

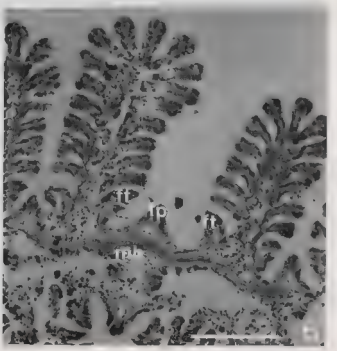
1b

2


3
1 plt
Sillon ventral marginal
Lamelle descendante
Lamelle ascendante
Jonction interlamellaire
Sillon dorsal proximal
Axes branchiaux


fp
fa
fo
4


fp
fa
fo
5


ft
fp
ft
fpb
6

Les particules dirigées dans la partie dorsale sont collectées par les sillons dorsaux. Avant d'atteindre les sillons, on note une désorganisation des filaments ordinaires (fig. 12) modifiés en une ciliature uniforme que l'on retrouve le long des sillons dorsaux situés à la base des demibranchies (fig. 13). Les particules sont ensuite dirigées vers la bouche.

Les particules manipulées par les cils frontaux médians sont transportées dans la partie ventrale vers la gouttière ventrale marginale. Les expériences réalisées sur des huîtres alimentées avec les algues phytoplanctoniques *Tetraselmis suesica* et *Chaetoceros calcitrans* au-delà du seuil de production de pseudofèces puis rapidement immergées dans de l'azote liquide ont permis de figer l'action de la gouttière marginale. On note une grande flexibilité de fonctionnement. Dans le premier cas (*Tetraselmis suecica*), les extrémités ventrales des lamelles ascendantes et descendantes sont rapprochées, laissant un espace de 20 à 40 µm, la gouttière est fermée, (fig. 14). On distingue à l'intérieur des filaments de mucus sur lequel se trouve les algues monocellulaires (figures 14 et 15). Dans le second cas (*Chaetoceros calcitrans*), la gouttière est plus ouverte (120 µm) et un grand nombre d'algues se retrouve à l'intérieur mais également à l'extérieur de la gouttière dans une situation plus exposée au rejet éventuel sur la surface palléale avant même d'atteindre les palpes labiaux (fig. 16). Les extrémités antérieures des gouttières marginales finissent entre les faces plissées des palpes labiaux dans leur partie distale.

Les palpes labiaux.

Ils sont au nombre de quatre: 2 palpes internes et 2 palpes externes. Chaque palpe est constitué d'une face lisse parsemée de quelques cils (fig. 18) et d'une face dotée de plis et de sillons (fig. 17). Les plis sont inclinés en direction de la bouche. L'extrémité marginale du palpe est limitée par une bordure (fig. 19). L'examen de la ciliature d'un palpe traité avec du NaCl 0,3 M afin d'enlever toute traces de mucus laisse apparaître les différentes voies ciliaires situées à l'apex de chaque pli, qui participent au tri des particules. L'observation de la face plissée d'un palpe externe révèle 5 voies ciliaires dans la partie exposée des plis, (fig. 20 et 21). Le bord supérieur du palpe est en haut, la bouche se trouve à droite. Par analogie avec les travaux de Yonge (1926) sur *Ostrea edulis* nous pouvons distinguer:

- une zone ciliaire qui amène les particules à l'intérieur du sillon, (a).
- une bande de cils plus compacts dirigés vers la base des palpes, (b).
- une bande de cils assez étroite transportant les particules en diagonale vers la bouche, (c).
- une bande de cils plus longs que les précédents, dirigés vers la bordure marginale des palpes, (d).
- une zone ciliaire composée de cils qui présentent des similitudes avec les précédents mais orientés perpendiculairement aux plis, (e). Les cils de cette zone dirigent les particules en direction de la bouche.

Figure 7. Section transversale de 2 filaments ordinaires Les flèches indiquent le sens du courant d'eau au travers des ostia. El = cils eulatéro-frontaux, f = cils frontaux, l = cils latéraux. Coloration de Mann-Dominici. Barre d'échelle = 10 µm.

Figure 8. Vue frontale d'un ostium bordé par les cils latéraux (l). Barre d'échelle = 10 µm.

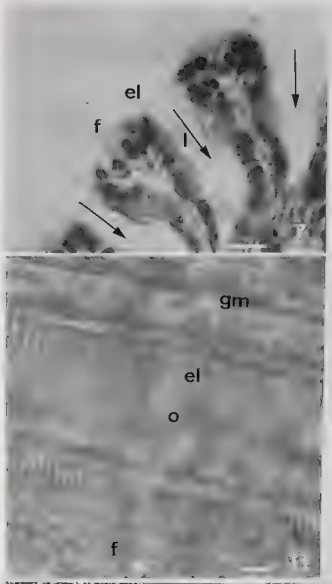
Figure 9 Vue oblique de 2 filaments ordinaires et d'un filament apical (situé en bas à droite du document). Les cils eulatéro-frontaux (el) sont plaqués le long des surfaces frontales. L'espace interfilamentaire est dégagé (zone sombre). F = cils frontaux. Barre d'échelle = 10 µm.

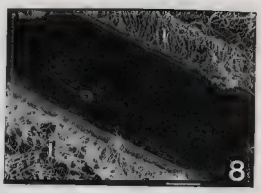
Figure 10. Vue latéro-frontale d'un filament ordinaire. El = cils eulatérofrontaux, f = cils frontaux, l = cils latéraux. Barre d'échelle = 1 µm.

Figure 11. Observations des cils eulatéro-frontaux (el) sur du matériel vivant en microscopie photonique. F = cils frontaux, gm = glande à mucus, o = ostium. Barre d'échelle = 10 µm.

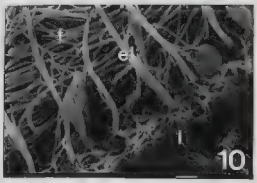
Figure 12. Désorganisation des filaments d'un pli à l'approche du sillon dorsal. Barre d'échelle – 10 µm.

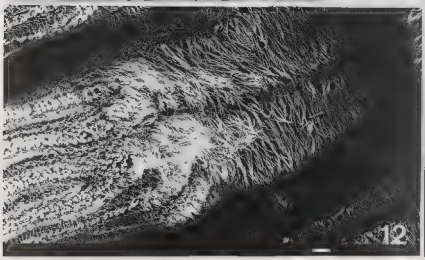
Figure 13. Sillon dorsal recouvert d'une ciliature uniforme à la base de deux demi-branchies. Barre d'échelle = 100 µm.

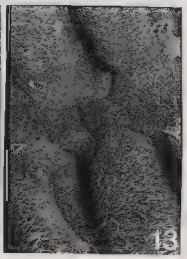

el
f
l
gm
el
o
f


l
l
8

el
9


f
el
l
10


12


13

Cependant, l'examen de la face plissée d'un palpe interne de *Crassostrea gigas* alimentée avec *Tetraselmis suecica* puis immergée dans de l'azote liquide montre que seules les voies ciliaires (d) et (e) sont visibles lorsque du matériel particulaire arrive sur les palpes (fig. 22). Les sillons sont remplis de particules destinées au rejet qui sont convoyées vers la bordure marginale.

Lors de la formation des pseudofèces, les palpes interne et externe sont pressés l'un contre l'autre. Un boudin muqueux contenant les particules à rejeter est constitué dans la partie distale des palpes (fig. 21). Le rejet final à l'extérieur de la cavité palléale peut s'effectuer en 15 secondes si l'huître est soumise à une concentration algale très dense, comme cela a été constaté avec une culture de *Skeletonema costatum* contenant 2.10^6 cellules/ml.

DISCUSSION

Chez les mollusques filtreurs benthiques, les tentacules du bord du manteau sont les premières structures susceptibles de modifier la nourriture particulaire en réalisant un prétamisage (Nelson,1938). Les tentacules du rideau palléal de *Crassostrea virginica* projetés à l'intérieur de la cavité palléale peuvent réduire ou empêcher le passage de l'eau (Galstoff, 1964). La présence de nombreux cils sur la partie interne des tentacules du rideau palléal chez *Crassostrea gigas* (fig. 1) peut ainsi s'expliquer par la nécessité de manipuler les particules interceptées afin de faciliter leur rejet et d'éviter un colmatage à ce niveau. Le facteur déclenchant le mécanisme de prétamisage pourrait être une augmentation de la quantité de nourriture comme l'observent Palmer et Williams (1981) chez *Argopecten irradians* (Lamarck, 1819). Le fonctionnement des tentacules lorsque l'huître est soumise à des variations de quantité mais aussi de qualité de la nourriture est très mal connu. En effet, les tentacules palléaux peuvent avoir également un rôle chémorécepteur. Hopkins (1931) a montré que les tentacules de *Crassostrea virginica* répondaient aux stimulations chimiques. Il montre qu'une simulation sensorielle intense, transmise par les tentacules au nerf circumpalléal, a pour conséquence la fermeture de l'huître. Des études structurales et ultrastructurales ont permis de mettre en évidence des organes sensoriels sur les tentacules de lamellibranches. Moir (1977) décrit des papilles ciliées mécanoréceptrices chez *Placopecten magellanicus* (Gmelin, 1791) et Frenkiel (1980) trouve des touffes ciliaires chez *Donax trunculus* (Linné, 1758). Chez *Crassostrea virginica*, Galstoff (1964) ne trouve pas d'organes sensoriels mais souligne l'importance de l'innervation des tentacules. Cependant, les travaux récents de Morrison (1993) suggèrent la présence de cellules réceptrices à l'extrémité des tentacules du lobe palléal sur cette même espèce. Une étude similaire doit être développée chez l'huître japonaise en corrélation avec des observations fonctionnelles afin d'examiner la possibilité d'une sélection à l'extérieure de la cavité palléale.

Figure 14. Gouttière ventrale marginale fermée. On distingue à l'intérieur des filaments muqueux. Barre d'échelle = 100 µm.

Figure 15. Deux cellules de *Tetraselmis suecica* adhérant à un filament de mucus observées à l'intérieur de la gouttière. Barre d'échelle = 10 µm.

Figure 16. La gouttière ventrale marginale, plus ouverte que précédemment (Fig 14), est remplie d'algues monocellulaire *Chaetoceros calcitrans*. Barre d'échelle = 100 µm.

Figure 17. Palpes labiaux. Face plissée d'un palpe externe. Barre d'échelle = 100 µm.

Figure 18. Palpes labiaux. Face lisse d'un palpe externe. Barre d'échelle = 1 mm.

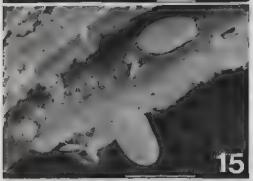
Figure 19. Palpes labiaux Face plissée d'un palpe externe. Un cordon de mucus contenant des cellules algales (flèche) se détache de la bordure marginale du palpe. Barre d'échelle = 1 cm.

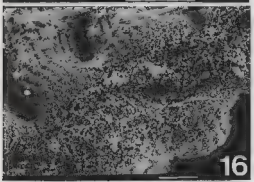
Figure 20. Palpes labiaux.Vue oblique de deux plis séparés par un sillon (s). On distingue les cinq voies ciliaires (a,b,c,d,e) indiquées dans le texte. Barre d'échelle = 10 µm.

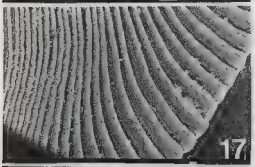
Figure 21. Formation d'un boudin muqueux dans la partie distale des palpes labiaux. Bm = bordure marginale, p = pli, s = sillon. Barre d'échelle = 100 µm.

Figure 22. Face plissée d'un palpe externe. Les cellules de *Tetraselmis suecica* en excès qui remplissent les sillons sont transportées vers la bordure marginale. Celle-ci se situe à gauche du document, la bouche étant en bas. Les voies ciliaires d et e ont été définies dans le texte. Barre d'échelle = 10 µm.

14


15


16

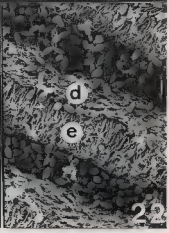

17

18

19

s
a
b
c
d
e
20

bm
s
p
21


d
e
22

Une modification du matériel particulaire pourrait intervenir d'après Bernard (1974) chez *Crassostrea gigas* après celle possible par les tentacules du bord du manteau et avant même que les particules atteignent les feuillets branchiaux. Cet auteur propose un mécanisme de sélection passif lié à la structure même de la cavité palléale qui présente une faible ouverture inhalante mais une importante ouverture branchiale correspondant à la somme de tous les ostias. Cette configuration morphologique a pour conséquence une diminution de la vitesse d'approche du cténidium qui provoque la sédimentation des particules minérales de plus de 14 µm. Cette théorie a été remise en question par Jørgensen (1990) qui met en exergue les contraintes physiques imposées par le faible nombre de Reynolds (Re<<1) qui caractérise la mécanique des fluides chez les bivalves filtreurs. Ainsi, pour des nombres de Reynolds <<1, les forces d'inerties sont dominées par les forces visqueuses, excluant toute possibilité de sélection gravimétrique. L'approche anatomique utilisée dans la présente étude conduit à des conclusions similaires. Cette éventualité pourrait néanmoins être reconsidérée suite aux travaux de Shimeta et Jumars (1991) qui trouvent des nombres de Reynolds de l'ordre de 10 près des éléments structuraux responsables de la capture des particules.

Selon la théorie traditionnelle de capture, les particules sont retenues par les cils eulatéro-frontaux dont l'action s'apparente à celle d'un tamis (Kellog, 1915; Yonge, 1926; Atkins, 1936, 1937). Cette théorie mucociliaire a été remise en cause par Jørgensen (1981, 1989, 1990), qui propose un mécanisme de capture hydrodynamique où les structures ciliaires établissent un régime de courants complexes tridimensionnels, la rétention étant réalisée par des forces de cisaillements à la surface des filaments branchiaux. Cette nouvelle théorie qui stipule que la capture et le transport s'effectuent en l'absence de mucus est très controversée (Silvester et Sleigh, 1984; Way, 1989; Beninger *et al.*, 1992; Ward *et al.*, 1993). L'examen des images vidéos enregistrées lors la présente étude révèle la présence de particules enrobées dans du mucus se déplaçant à la surface des filaments frontaux. De plus, l'observation de filaments muqueux à l'intérieur de la gouttière ventrale marginale confirme le rôle du mucus dans les processus de nutrition chez les lamellibranches. Chez *Crassostrea gigas*, les travaux de Barillé *et al.* (1993) qui montrent que les particules dont le diamètre sphérique-équivalent est inférieur à 3-4 µm ne peuvent être retenues avec une efficacité de 100%, suggèrent que les structures ciliaires agissent comme un tamis. Cependant, ceci n'exclu pas la présence de mécanismes hydrodynamiques, qui selon Ward *et al.* (1993), coexistent avec les mécanismes mucociliaires au niveau des filaments principaux et des sillons dorsaux du cténidium. L'efficacité de rétention par les cils eulatéro-frontaux est une fonction non linéaire de la taille des particules et de la quantité de matière en suspension, mais n'est pas influencée par la qualité du régime alimentaire (Barillé *et al.*, 1993). Ces auteurs confirment que les différences d'activité de filtration d'une population d'huître japonaise, estimées à partir de la somme chlorophylle plus phéopigments d'une part et du seston total d'autre part (Soletchnik *et al.*, 1991), n'étaient pas dues à une réponse physiologique activée par la présence de chlorophylle, par analogie avec le rôle des ectocrines algales (Ward *et al.*, 1992), mais uniquement à la non rétention des petites particules non chlorophylliennes de diamètre sphérique-équivalent inférieur à 5 µm qui dominent les spectres de distributions dans l'estuaire de Marennes-Oléron.

Chez les Ostréidés, la branchie a été très tôt considérée comme un site potentiel de sélection des particules (Yonge, 1926; Atkins, 1937). Ces auteurs décrivent la présence de courant dorsaux sur les filaments principaux et les filaments ordinaires adjacents alors que les autres filaments ordinaires et les filaments apicaux sont parcourus de courants ventraux. Chez *Crassostrea virginica*, l'endoscopie confirme ces observations (Ward *et al.*, 1993). En outre, Atkins (1937) met en évidence des courants antagonistes à la surface même des filaments apicaux et ordinaires adjacents. Des courants antagonistes similaires ont été aperçus dans cette étude chez *Crassostrea gigas* : les particules enrobées dans du mucus sur les cils frontaux médians sont acheminées dans la partie ventrale, cette voie ciliaire étant bordée de part et d'autre par des contre-courants dorsaux où les particules donnent l'impression de se déplacer dans une suspension fluide. Nous formulons ainsi l'hypothèse de la coexistence des deux mécanismes de transport (hydrodynamique et mucociliaire) à la surface des filaments apicaux et ordinaire adjacents. En supposant que la sélection s'effectue

avant même que les particules soient enrobées dans du mucus, la connaissance des facteurs qui contrôlent l'accès aux différentes voies ciliaires permettrait de résoudre l'énigme de la sélection. Atkins (1937) propose une action conjuguée de la taille et de la charge, mais il n'existe pas de modèle actuel permettant d'expliquer une éventuelle ségrégation entre particules organiques et inorganiques au niveau de la branchie.

Un second mécanisme sélectif a été proposé pour la gouttière ventrale marginale qui aurait la possibilité de modifier le matériel destiné aux palpes labiaux (Yonge 1926, Forster-Smith, 1975). Des processus de rejets de particules à l'extérieur de la gouttière ont été observés par Forster-Smith (1978) liés aux configurations anatomiques et au type de relation existant entre palpes et gouttière. Depuis les remarques de Purchon (1968) on ne connaît toujours pas l'influence de la qualité de la nourriture sur l'ouverture et la fermeture de la gouttière. Le modèle en vigueur reste basé sur l'élimination des particules de grandes tailles et/ou de fortes charges particulaires (Jørgensen, 1966).

La surface plissée des palpes de *Crassostrea gigas*, souvent invoquée comme responsable de la sélection des particules (Nelson, 1960; Stasek, 1961; Jørgensen, 1966), présente les cinq voies ciliaires précédement décrites par Yonge (1926) chez *Ostrea edulis* Linné, 1758. Cependant, cet auteur ne trouve aucun indice de sélection qualitative et suggère une sélection quantitative purement mécanique destinée à limiter la fraction ingérée. Bernard (1974) et Forster-Smith (1975) estiment également que les palpes ne sont pas capables de sélection qualitative. Leur fonctionnement serait déterminé par la taille des particules et/ou la quantité de matière en suspension (Kellog, 1915; Purchon, 1955; Allen, 1958). La présence de cellules sensorielles, mises en évidence par l'intermédiaire de leurs produits de neurosécrétions (Gabe, 1955), serait un argument plaidant l'existence d'une sélection qualitative. A l'image des observations de Beninger *et al.* (1990) sur *Placopecten magellanicus* et sur *Chlamys varia* (Linné, 1758), aucune cellule sensorielle n'a été ici détectée sur les palpes de *Crassostrea gigas* et seuls des travaux anciens chez *Anodonta cellensis* (Pfeiffer, 1821) rapportent l'existence de telles cellules (Siebert, 1913).

Ainsi, il apparait de façon paradoxale, compte tenu du nombre de recherches traitant des mécanismes nutritifs chez les mollusques, la nécessité de poursuivre des investigations structurales, ultrastructurales et fonctionnelles afin de résoudre le problème de la sélection préingestive. De plus, la compréhension de la sélection à l'échelle globale du mollusque ne se fera qu'avec l'intégration des phénomènes de sélections post-ingestifs (Shumway *et al.*, 1985).

REMERCIEMENTS

Ce travail a bénéficié de l'assistance de Mmes M. Bordes du Laboratoire de Biologie et Biochimie Marines et C. Besse du Service Universitaire de Microscopie Electronique Appliquée à la Biologie de l'Université de Poitiers.

BIBLIOGRAPHIE

Allen J. A., 1958. On the basic form and adaptations to habitat in the Lucinacea (Eullamellibranchia). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B, **241** : 421-484.

Atkins D., 1936. On the ciliary mechanisms and interrelationships of lamellibranchs. Part I : New observations on sorting mechanisms. *Quarterly Journal of microscopical Science*, **79** : 181-308.

Atkins D., 1937. On the ciliary mechanisms and interrelationships of lamellibranchs. Part II : Sorting devices on the gills. *Quarterly Journal of microscopical Science*, **79** : 339-373.

Atkins D., 1938. On the ciliary mechanisms and interrelationships of lamellibranchs. Part VII : Latero-frontal cilia of the gill filaments and their phylogenic value. : *Quarterly Journal of microscopical Science*, **80** : 346-430.

Barillé L., Prou J., Héral M., & Bougner S., 1993. No influence of food quality, but ration dependent retention efficiencies in the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. *Journal of experimental Marine Biology and Ecology* **171** : 91-107.

Beninger P. G., 1991. Structures and mechanisms of feeding in scallops : paradigms and paradoxes. *In :* Shumway, S. E., Sandifer, P. A. (eds.) An international compendium of scallop biology and culture. *World Aquaculture Workshops*, **1** : 331-340.

Beninger P.G., Auffret M. & Le Pennec M., 1990. Peribuccal organs of *Placopecten magellanicus* and *Chlamys varia* (Mollusca : Bivalvia) : structure, ultrastructure and implications for feeding. I. The labial palps. *Marine Biology*, **107** : 215-223.

Benniger P. G., Le Pennec M. & Donval A., 1991. Mode of particle ingestion in five species of suspension feeding bivalves molluscs. *Marine Biology*, **108** : 255-261

Beninger P. B., Ward J. E., MacDonald B. A. & Thompson R. J., 1992. Gill function and particle transport in *Placopecten magellanicus* (Mollusca : Bivalvia) as revealed using video endoscopy. *Marine Biology*, **114** : 281-288.

Bernard F. R. 1974. Particle sorting and labial palp fuction in the pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1975). *Biological Bulletin*, Woods Hole, **146** : 1-10.

Deslous-Paoli J. M., Lannou A M., Geairon P., Bougrier S., Raillard O. & Héral M., 1992. The effects of food behaviour of *Crassostrea gigas* (Molluscs bivalvia) on natural particulate matter biosedimentation. *Hydrobiologia*, **16**(1) : 73-82.

Elsey C. R., 1935. On the structure and function of the mantle and gill of *Ostrea gigas* (Thunberg) and *Ostrea lurida* (Carpenter). *Transactions of the Royal Society of Canada*, **29**(v) : 131-160.

Forster-Smith R. L., 1975. The role of mucus in the mechanism of feeding in three filter-feeding bivalves. *Proceedings of the Malacological Society of London*, **41** : 571-588.

Forster-Smith R. L., 1978. The function of the pallial organs of bivalves in controlling ingestion. *Journal of Molluscan Studies*, **44** : 83-89.

Frenkiel L., 1980. Les organes sensoriels chez les lamellibranches. *Année Biologique*, **2** : 146-162.

Gabe M., 1955. Particularités histologiques des cellules neuro-sécrétrices chez quelques lamellibranches. *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences*, Paris, **240** : 1810-1812.

Gabe M., 1968. Techniques histologiques. Masson & Cie, Paris.

Galstoff P. S., 1964. The American oyster, *Crassostrea virginica* (Gmelin). *U.S. Bur. Comm. Fish.*, 64 : 1-480.

Hopkins A. E , 1931. Sensory stimulation of the oyster, *Ostrea virginica*, by chemicals. *Fishery Bulletin*, **47** : 249-261.

Iglesias J. I. P., Navarro E., Alvarez Jorna P. & Armentia I., 1993. Feeding, particle selection and absorption on cockles *Cerastoderma edule* (L.) exposed to variable conditions of food concentrations and quality. *Journal of experimental Marine Biology and Ecology*, **162** : 177-198.

Jørgensen C. B., 1966. Biology of suspension feeding. Pergamon Press, Oxford.

Jørgensen C. B., 1981. A Hydromechanical principle for particle retention in *Mytilus edulis* and other ciliary suspension feeders. *Marine Biology*, **61** : 277-282

Jørgensen C. B., 1989. Water processing in ciliary feeders, with special reference to the bivalve filter pump. *Comparative Biochemistry and Physiology*, Vol. **94A** (2) : 383-394.

Jørgensen C., B., 1990 Bivalve filter-feeding : Hydrodynamics, bioenergetics, physiology and ecology. Olsen and Olsen.

Kellog J. L., 1915. Ciliary mecanisms of lamellibranchs with descriptions of anatomy. *Journal of Morphology*, 26 : 625-701.

Kiørboe T. & Møhlenberg G., 1981 Particle selection in suspension-feeding bivalves. *Marine Ecology Progress Series*, **5** : 291-296.

Moir A.J G., 1977. Ultrastructural studies on the ciliated receptors of long tentacles of the giant scallops, *Placopecten magellanicus* (Gmelin). *Cell and Tissue Research*, **184** : 367-380.

Morrison C. M., 1993. Histology and cell ultrastrucure of the mantle and mantle lobes of the Eastern oyster, *Crassostrea virginica* (Gmelin) : a summary atlas. *American Malacological Bulletin*, **10**(1) : 1-24.

Nelson T. C., 1938. The feeding mechanism of the oyster. I. On the pallium and branchial chamber of *Ostrea virginica, O. edulis, O. angulata* with comparisons with other members of the genus. *Journal of Morphology*, **63** : 1-61.

Nelson T. C., 1960. The feeding mechanism of the oyster. II. On the gills and palps of *Ostrea edulis, Crassostrea virginica* and *Crassostrea angulata*. *Journal of Morphology*, **107** : 163-191.

Newell R. I. & Jordan S.J., 1983. Preferential ingestion of organic matter by the American oyster *Crassostrea virginica*. *Marine Ecology Progress Series*, **13** : 47-53.

Palmer R. E. & Williams L.G., 1981. Effect of particle concentration on filtration efficiency of the bay scallop *Argopecten irradians* and the oyster *Crassostrea virginica*. *Ophelia*, **19**(2) : 163-174.

Pastoureau A., Héral M., Prou J., Razet D. & Russu P., 1993. Particle selection in the oyster *Crassotrea gigas* studied by pigment HPLC analysis under natural food conditions. Rapp. CEE n°4 TROPHEE, p 34-43.

Prins T. C., Smaal A. C. & Pouwer A.J., 1991. Selective ingestion of phytoplancton by the bivalves *Mytilus edulis* L. and *Cerastoderma edule* (L.). *Hydrobiological Bulletin*, **25**(1) : 93-100.

Purchon R. D., 1955. The structure and function of the British Pholadidae (rock-boring lamellibranchia). *Proceedings of the Zoological Society of London*, **124** : 859-911.

Purchon R. D., 1968. The biology of the mollusca, Pergamon Press, Oxford.

Raillard O., Deslous-Paoli J. M., Héral M. & Razet D., 1993. Modélisation du comportement nutritionnel et de la croissance de l'huître japonaise *Crassostrea gigas*. *Oceanologica Acta*, **16** : 73-82.

Razet D., Héral M., Prou J. & Sornin J.M., 1990. Variations des productions de biodépôts (fécès et pseudofécès) de l'huitre *Crassostrea gigas* dans un estuaire macrotidal : baie de Marennes-Oléron. *Haliotis*, **10** . 143-161.

Shimeta J. & Jumars P.A., 1991. Physical mechanisms and rates of particle capture by suspension-feeders. *Oceanography and Marine Biology Annual Reviews*, **29** : 191-259.

Shumway S. E., Cucci T. L., Newell R.C. & Yentsch C. M., 1985. Particle selection, ingestion, and absorption in filter-feeding bivalves. *Journal of experimental Marine Biology and Ecology*, **91** : 77-92.

Siebert W., 1913. Das Korperepithel von *Anodonta cellensis*. *Zeitschrift fur wissenschaftliche Zoologie*, **106** : 449-526.

Silvester N. R. & Sleigh G.H., 1984. Hydrodynamic aspect of particle capture by *Mytilus*. *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom*, **64** : 859-879.

Soletchnik P., Prou J., Héral M., Barillé L., Razet D. & Guezennec L., 1991. Influence de la charge particulaire sur la filtration d'une population d'huître *Crassostrea gigas* dans le bassin estuarien de Marennes-Oléron (France) : analyse de deux cycles de marée. Note CIEM C.M/K : 53, Shellfish Committee 14 p.

Stasek C. R , 1961. the ciliation and fuction of the labial palps of *Acila castrensis* (Protobranchia, Nuculidae), with an evaluation of the role of the Protobranch organs of feeding in the evolution of the bivalvia. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **137** : 511-538.

Ward J.E., Beninger P. G., MacDonald B. A. & Thompson R. J., 1991. A new technique for direct observations of feeding structures and mechanisms in bivalve molluscs using endoscopic examination and video image analysis. *Marine Biology*, **111** : 287-291.

Ward J. E., Cassell H. K. & MacDonald B.A., 1992. Chemoreception in the sea scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin). I. Stimulatory effects of phytoplancton metabolites on clearance rate and ingestion. *Journal of experimental Marine Biology and Ecology*, **163** : 235-250.

Ward J. E., Mac Donald B. A., Thompson R. J. & Beninger P.G., 1993. Mechanisms of suspension feeding in bivalves : Resolution of current controversies by means of endoscopy. *Limnology and Oceanography*, **38** : 265-272.

Way C. M., 1989. Dynamics of filter-feeding in *Musculium transversum* (Bivalvia : Sphaeriidae). *J. N. Am. Benthol. Soc.*, **8** : 243-249.

Way C. M., Hornbach D. J., Deneka T. & Whitehead R.A., 1989. A description of the ultrastructure of the gills of freshwater bivalves, including a new structure, the frontal cirrus. *Canadian Journal of Zoology*, **67** : 357-362.

Yonge C. M., 1926. Structure and physiology of the organs of feeding and digestion in *Ostrea edulis*. *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom*, **14** : 295-387.

Haliotis 23 : 139–153 (1994) Société Française de Malacologie

Influence du cycle semi-diurne et vives-eaux mortes-eaux sur la disponibilité du matériel particulaire et son utilisation par une population de *Mytilus edulis*

Jean PROU [1], *Laurent BARILLÉ* [1,2], *Maurice HÉRAL* [1], *Gilles RATISKOL* [1], *Patrick SOLETCHNIK* [1], *Serge BOUGRIER* [1], *Daniel RAZET* [1] *et Philippe GEAIRON* [1]

ABSTRACT

During a fortnightly tidal cycle, a *Mytilus edulis* population was submitted to natural food conditions in the bay of Marennes-Oléron. During 4 tidal cycles, *in vivo* continuous measurements of turbidity and fluorescence were recorded to study the evolution of Total Particulate Matter (TPM), phaeopigments and chlorophyll-a concentrations. Turbidity in the water column is clearly influenced by resuspension of sediment. Degradated cells of phytoplankton were associated with sediments, involving strong correlation between phaeopigments and turbidity. High values of chlorophyll-a were encountered during neap tides when turbidity was low. No relation with resuspension processes were observed.

No effect of fortnightly variability on retention was observed by using covariance analysis. No influence of TPM was detected on clearance rate (1.5 $l.h^{-1}.g^{-1}$). Non selectivity of mussels on particles above 2 µm, resulted in equal clearance rates on TPM, phaeopigments and chlorophyl. Relative importance of microphytobenthos and phytoplankton on filtration is discussed.

RESUME

Une population de *Mytilus edulis*, placée en race-way, a été étudiée dans la baie de Marennes-Oléron en Mai 1992. Des enregistrements en continu de la turbidité et de la fluorescence à l'entrée et à la sortie du race-way ont été effectués pendant 4 cycles semi-diurnes étalés sur un cycle vives-eaux mortes-eaux. L'évolution de la matière particulaire totale montre l'importance des phénomènes de remise en suspension du sédiment. Les phéopigments très fortement corrélés à la matière totale particulaire indiquent que les pigments dégradés sont intimement liés à la dynamique du sédiment. En mortes-eaux, la chlorophylle-a, choisie comme indice de la biomasse algale, semble indépendante des processus de remise en suspension et présente des valeurs fortes associées à des micro-concentrations spatiales de phytoplancton pélagique.

Une analyse de covariance (ANCOVA) montre que la rétention des moules est constante sur le cycle vives-eaux mortes-eaux. La filtration estimée à 1,5 $l.h^{-1}$ par gramme de poids sec ne présente pas d'influence de la charge sestonique. L'absence de sélectivité du filtre branchial au-dessus de 2 µm, contrairement à l'huître *Crassostrea gigas*, entraîne une filtration égale estimée avec les trois paramètres étudiés.

En terme de consommation, les parts respectives des phéopigments, de la chlorophylle représentée dans cette étude par un bloom de *Rhizosolenia* sp., et du matériel phytobenthique sont discutées.

[1] I.F.R E.M.E.R - BP 133 . 17390 La Tremblade

[2] LBBM, E.A. 1220, IUT, 15, rue François de Vaux de Foletier, 17026 La Rochelle cedex

INTRODUCTION

Le bassin de Marennes-Oléron est le premier centre européen de production d'huîtres creuses *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793). Héral *et al.* (1986) ont mis en évidence la surcharge biologique de cet écosystème due à la biomasse trop importante d'huîtres creuses (95000 T), mais aussi aux compétiteurs trophiques de l'huître au nombre desquels l'espèce *Mytilus edulis* (Linné, 1758) occupe une place prépondérante. Sauriau (1992) estime à 2900 T la biomasse de moules sauvages et Boromthanarat (1986) à 3600 T la biomasse de moules cultivées sur bouchots. Afin de mieux définir la capacité trophique du bassin (Héral, 1985), il est nécessaire d'estimer la déplétion de nourriture occasionnée par les principales populations compétitrices.

De nombreuses études concernant l'alimentation des bivalves, revues par Bayne (1976), Bayne et Newell (1983), Jørgensen (1991), se sont attachées à étudier l'effet des variables environnementales essentielles (température, salinité, concentration particulaire) et de la qualité de la nourriture (Bayne *et al.*, 1987). Les relations établies lors d'expériences *in vivo* entre la filtration et la concentration algale, qui ont permis l'analyse des mécanismes physiologiques, se sont avérées difficilement transposables au milieu naturel où la variabilité de la quantité et de la qualité de la nourriture disponible est considérable (Bayne, 1992). Il n'existe que peu de travaux décrivant le comportement des animaux alimentés avec de l'eau de mer non filtrée en provenance du milieu naturel (Wright *et al.*, 1982; Matthews *et al.*, 1989) ou soumis aux variations naturelles de la composition spatiale et temporelle de la nourriture liée aux cycles de marée (Fréchette et Bourget, 1987; Stenton-Dozey et Brown, 1992). A Marennes-Oléron, le cycle vives-eaux mortes-eaux et le cycle semi-diurne de la marée sont principalement responsables de la variabilité temporelle de la colonne d'eau (Prou, 1991). L'action du vent local, des courants de marée sont les facteurs induisant la remise en suspension des sédiments vaseux des estrans (Raillard, 1991). Les phénomènes d'érosion agissent aussi sur le matériel phytobenthique associé au sédiment (De Jonge, 1992) et sur les cellules algales dégradées.

Le but de cette étude est d'établir la disponibilité de la nourriture particulaire en fonction de la variabilité de la colonne d'eau à court terme sur un cycle semi-diurne et à moyen terme sur un cycle vives-eaux mortes-eaux et d'analyser les réponses physiologiques d'une population de moules *Mytilus edulis* au niveau de la rétention, de la filtration et de la consommation.

MATERIEL ET METHODES

Le site expérimental est situé au centre du bassin de Marennes-Oléron (figure 1). Le choix de ce site a été dicté par sa position représentative des conditions hydrologiques moyennes du secteur ostréicole (Héral *et al.*, 1983).

A chaque cycle de marée, l'eau est pompée en continu à 50 cm au-dessus de l'estran sablo-vaseux et alimente un race-way pendant environ 9 h, le point de prélèvement étant à sec à marée basse. Le volume du race-way est de 65 litres et le flux laminaire ainsi créé permet la mesure d'une rétention significative entre l'entrée et la sortie, tout en évitant la remise en suspension des biodépôts produits par les animaux. Le débit d'eau (10 $l.mn^{-1}$) et le nombre d'animaux placés dans le race-way (≈ 250) sont aussi choisis de manière à assurer une rétention significative sans cependant dépasser 50% de rétention. Des mesures de turbidité et de fluorescence *in vivo* sont effectuées à l'entrée et à la sortie du race-way (figure 2). L'enregistrement en continu de ces valeurs et du débit s'effectue au moyen d'une carte d'acquisition Analog Connection reliée à un micro-ordinateur. La visualisation en temps réel des signaux (pas d'échantillonnage = 1 mn) permet les ajustements nécessaires du débit dans le race-way.

Les expérimentations ont été conduites en mai 1992 du 19 Mai au 1er Juin et ont porté sur 4 cycles particuliers : 19 et 1er Juin, marées de vives-eaux (VE); 23 et 28 Mai, marées de mortes-eaux (ME).

Des prélèvements sont réalisés toutes les heures afin d'étalonner les signaux en continu. Les matières en suspension sont mesurées par filtration de 500 ml d'eau de mer sur filtres Whatman GFC (ø 47). Après rinçage, les filtres déshydratés et prépesés sont stockés à l'étuve à 60°C pendant 24

heures. La fraction minérale est séparée du matériel organique par crémation à 450°C pendant 1 heure.

La chlorophylle et les phéopigments sont mesurés par filtration de 100 ml sur filtres Whatman GFC (ø 25). La détermination des pigments est effectuée selon la méthode fluorimétrique de Yentsch et Mentzel (1963) décrite par Neveux (1973).

Pour chaque cycle de marée, le signal du néphélomètre (NTU) est transformé en concentration pondérale de seston total (ST) par l'utilisation d'une droite d'étalonnage construite à partir des valeurs discrètes de seston ST = f (NTU). Les évolutions temporelles de chlorophylle (CHLA) et de phéopigments (PHEO) à l'entrée et à la sortie du race-way sont calculées à l'aide de la régression linéaire multiple CHLA ou PHEO = f (NTU, FLUO).

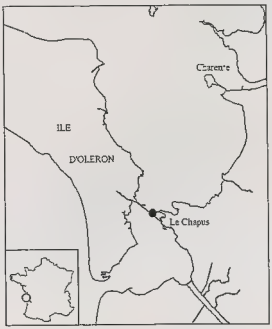


Figure 1. Carte du bassin de Marennes-Oléron et situation du point de prélèvement

Le pourcentage de particules retenues par rapport à la ration fournie (R) est estimé par régression entre la Sortie (S) et l'Entrée (E) des prélèvements discrets :

$$S = a \times E + b$$

$$R = (E - S) / E = (1-a) - b/E$$

La filtration (F) en litres par heure et par gramme de poids sec de moule est calculée de la façon suivante :

$$F = R \times d / Nb / (Bi/Nb)^k$$

où d est le débit en $l.h^{-1}$, Nb le nombre d'animaux dans le race-way, Bi la biomasse de moules en g de poids sec et k = 0,67 le coefficient d'allométrie de poids, utilisé par Bayne *et al.* (1987) et estimé par Møhlenberg et Riisgård (1979).

Les 20 (VE) et 27 Mai (ME) ainsi que le 1er Juin (VE), des échantillons d'un litre d'eau à l'entrée du race-way ont été prélevés et fixés par 10 ml de lugol et 12 ml de formol. Après

conservation à l'obscurité, des comptages des genres dominants de diatomées sont effectués. Le 20 Mai (VE) et 24 Mai (ME), des prélèvements sont effectués pour la détermination de la distribution de taille des particules. Les comptages sont réalisés sur un compteur de particules Multisizer Coultronics équipé d'une sonde de 100 µm.

Les moules utilisées (taille moyenne de 45 mm) pendant l'expérience proviennent d'élevages situés au nord de l'île d'Oléron (Boyardville). Une analyse des caractéristiques génétiques d'un échantillon de moules de cette région a montré sans ambiguïté des allèles propres au taxon *Mytilus edulis*.

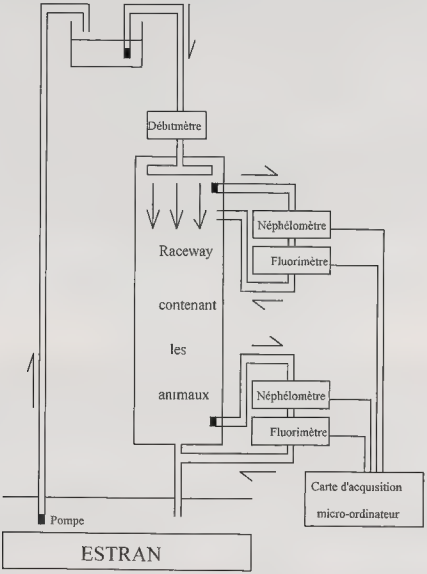


Figure 2. Protocole expérimental

RESULTATS

La colonne d'eau

Date	Débits $l.h^{-1}$	Biomasse totale g sec	Nombre d'individus	Seston total $mg.l^{-1}$ (écart-type)	Chlorophylle $\mu g.l^{-1}$ (écart-type)	Phéopigments $\mu g.l^{-1}$ (écart-type)	Coeff. de marée
19 mai	576	142,1	235	46 (17)	4,1 (1,3)	3,0 (1,2)	79
23 mai	534	166,0	270	33 (10)	4,6 (2,2)	1,5 (0,6)	48
28 mai	552	162,5	260	30 (15)	5,2 (1,0)	1,4 (0,9)	53
1 Juin	516	173,6	248	52 (15)	3,1 (1,4)	2,6 (1,0)	85

Tableau 1 : Conditions expérimentales moyennes lors des quatre cycles de marée étudiés.

Le tableau 1 indique les valeurs moyennes des 3 paramètres mesurés pour chaque cycle étudié. Les 19 et 1er juin reflètent des conditions de vives-eaux (coefficients 79 et 85) alors que les marées du 23 et 28 Mai sont des marées typiques de mortes-eaux (coefficients 48 et 53). Les valeurs moyennes de seston enregistrées (46 et 52 $mg.l^{-1}$, en vives-eaux ; 33 et 30 $mg.l^{-1}$, en mortes-eaux) et de phéopigments (3 et 2,6 $\mu g.l^{-1}$, en vives-eaux ; 1,5 et 1,4 $\mu g.l^{-1}$, en mortes-eaux) montrent que les marées de vives-eaux entraînent des charges sestoniques plus fortes qu'en mortes-eaux. Les évolutions temporelles du seston total sur les cycles semi-diurnes décrites à la figure 3 confortent cette distinction.

Ces résultats peuvent être expliqués par les processus d'érosion-sédimentation prédominants dans le bassin de Marennes-Oléron. La vitesse du courant et l'action du vent, associées au marnage important expliquent les fortes remises en suspension locales enregistrées sur les larges estrans vaseux. Les turbidités les plus fortes sont localisées au début de chaque cycle (figure 3) lorsque le front de marée progresse sur l'estran, la faible hauteur d'eau et le clapot généré par le vent même faible suffisant à expliquer les fortes concentrations sestoniques. Lorsque la hauteur d'eau augmente, le matériel remis en suspension est transporté à condition que les vitesses de courant ou que l'agitation liée à la houle soient assez fortes (turbulence). Ainsi, les évolutions temporelles du seston lors des marées de vives-eaux montrent un deuxième pic de turbidité lié au transport des particules en suspension venant des estrans situés plus au nord (figure 3 VE). Ceci a été confirmé par des études de trajectoires issues des modèles numériques et par des suivis de drogue. En marée de mortes-eaux, les vitesses de courant sont trop faibles pour entraîner la remise en suspension et favorisent la sédimentation.

L'évolution des phéopigments dans la colonne d'eau présente le même schéma que pour le seston. Les phéopigments sont un des produits de dégradation de la chlorophylle. Les cellules

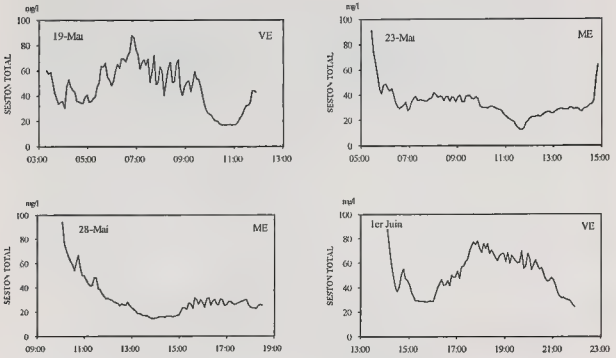


Figure 3. Evolution du seston total pendant 4 cycles semi-diurnes. Marée de vives-eaux (VE). Marée de mortes-eaux (ME).

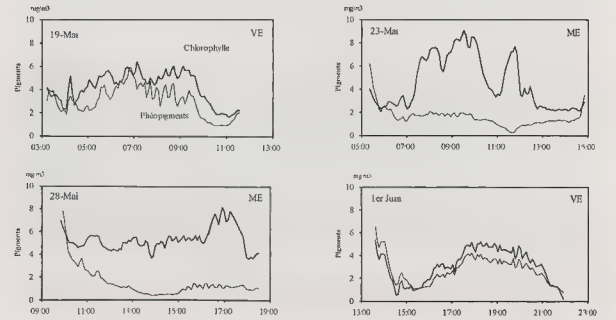


Figure 4. Evolution des pigments (chlorophylle et phéopigments) pendant les 4 cycles semi-diurnes.

phytoplanctoniques mortes isolées, et, associées ou non dans les pseudofécès et les pelotes fécales produites par les animaux suivent de la même manière que les particules inorganiques les mécanismes d'érosion-sédimentation. Ainsi, une relation entre phéopigments et seston, établie sur les prélèvements discrets montre une forte corrélation :

$$PHEO\ [\mu g.l^{-1},] = 0{,}05037\ ST\ [mg.l^{-1},] - 0{,}2081\ (\ R^2 = 0{,}74\ ;\ dl = 82\ )$$

Les valeurs moyennes de chlorophylle sont assez constantes sur les quatre cycles (4,1 et 3,1 $\mu g.l^{1}$, en vives-eaux ; 4,6 et 5,2 $\mu g.l^{-1}$, en mortes-eaux), ne montrant pas de relation avec la charge sestonique. Les évolutions temporelles décrites dans la figure 4 mettent en évidence des différences entre les marées de vives-eaux et de mortes-eaux. Les marées de vives-eaux (19 Mai et 1er Juin) montrent une relation entre la chlorophylle et la charge sestonique.

$$CHLA\ [\mu g.l^{-1},] = 0{,}055\ ST\ [mg.l^{-1},] + 0{,}957\ (R2 = 0{,}69;\ dl = 13)$$

Cette relation peut être expliquée par la présence de cellules phytobenthiques liées au sédiment, participant ainsi aux échanges verticaux entre le substrat sédimentaire et la colonne d'eau.

En marées de mortes-eaux (23 et 28 mai), les débuts de cycle où l'érosion est forte (faible hauteur d'eau) montrent une nette dépendance avec le seston total. Ce phénomène peut aussi être interprété comme la remise en suspension de cellules phytobenthiques. En milieu de cycle, lorsque les vitesses de courant sont faibles et la hauteur d'eau importante, il n'est plus observé de relation entre chlorophylle et matières en suspension.

L'évolution de la chlorophylle lors du cycle du 23 Mai (fig. 4) montre des pics bien lissés pouvant être interprétés comme des micro-concentrations spatiales de phytoplancton dont la concentration maximale atteint 9 $\mu g.l^{-1}$. L'absence de relation avec les paramètres de remise en suspension peut faire penser à un développement de cellules phytoplanctoniques pélagiques. Des comptages des principaux genres de Diatomées ont été effectués dans la même période et permettent ainsi de confirmer cette hypothèse.

La composition algale

Les figures 5 et 6 illustrent la composition de la colonne d'eau en Diatomées centriques et pennées. L'ordre des Centrales (fig.6) est illustré par la forte prédominance de *Rhizosolenia sp.* décrit par Ricard (1987) comme étant un genre spécifiquement pélagique. Il est particulièrement bien représenté pendant la première marée de vives-eaux (20 Mai) et pendant la marée de mortes-eaux du 27 Mai. Lors de la marée de revif (1er Juin), son influence est moins prédominante et s'équilibre avec les genres *Melosira sp.* et *Coscinodiscus sp.*. Les Diatomées pennées majoritairement benthiques sont bien représentées lors de la première marée de vives-eaux (20 Mai) par les genres *Navicula sp., Nitzschia sp., Fragilaria sp., Thalassionema sp.* et *Cocconeis sp.* Le 1er Juin, seule la prédominance des genres *Fragilaria* sp., *Navicula* sp. et *Nitzschia* sp. est constatée. La marée de mortes-eaux (27 Mai), n'est plus représentée que par les genres *Navicula sp.* et *Nitzschia sp.* (figure 5).

Un prélèvement isolé effectué le 24 Mai, lors d'une forte augmentation de la fluorescence, montre parallèlement une forte concentration en chlorophylle (10 $\mu g.l^{-1}$), et une concentration de 100 000 cellules.l^{-1} de *Rhizosolenia sp.*, ce qui laisse supposer que les pics de chloropylle observés en mortes-eaux sont prioritairement composés d'algues du genre *Rhizosolenia sp.* dont la taille mesurée varie entre 50 et 150 µm.

La consommation

Les valeurs résumées au tableau 2 montrent une forte dépendance du coefficient de marée et donc de la charge sestonique moyenne sur les consommations en seston et phéopigments.

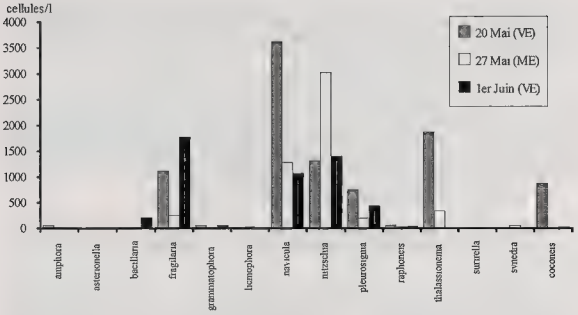


Figure 5. Concentrations moyennes journalières des Diatomées pennées les 20, 27 Mai et 1er Juin.

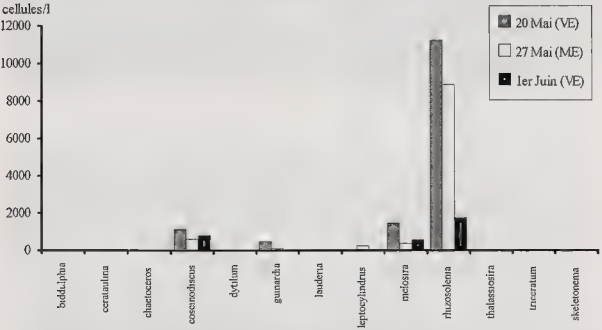


Figure 6. Concentrations moyennes (géométriques) journalières des Diatomées centrales les 20, 27 Mai et 1er Juin.

La figure 7 illustre cette dépendance. On peut ainsi évaluer à 0,053 µg, la quantité de phéopigments consommés par mg de seston consommé. La consommation en chlorophylle est supérieure à celle des phéopigments et ne montre pas de variabilité au cycle vives-eaux mortes-eaux. Les cycles du 19 Mai (VE) et du 28 Mai (ME) montrent des valeurs similaires de consommation (7,7 et 7,5 $\mu g.h^{-1}.g\ sec^{-1}$) alors que les évolutions temporelles des signaux de chlorophylle sont différentes.

Date	Seston $mg.h^{-1}.g^{-1}$	Phéopigments $\mu g.h^{-1}.g^{-1}$	Chlorophylle $\mu g.h^{-1}.g^{-1}$
19 Mai	66	3,7	7,7
23 Mai	46	2,5	8,9
28 Mai	23	1,3	7,5
1er Juin	65	2,8	4,15

Tableau 2. Consommation moyenne du seston, des phéopigments et de la chorophylle calculée sur chaque cycle de marée et standardisée pour une moule de 1 g de poids sec.

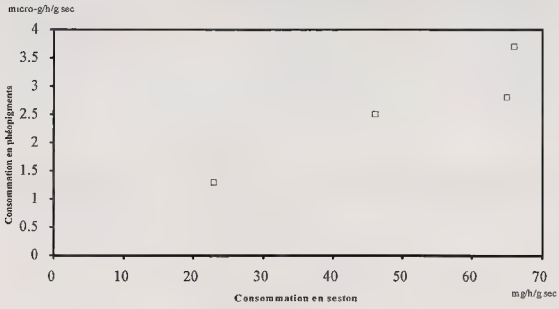


Figure 7. Relation entre la consommation des phéopigments et celle du seston par heure et par gramme de chair sèche de moule

La filtration

Une analyse de covariance sur les concentrations de sortie du race-way avec les concentrations d'entrée comme covariable a permis de tester l'effet du cycle vives-eaux mortes-eaux. Le tableau 3 montre qu'aucun effet n'est mis en évidence. La rétention totale et par conséquent la filtration (dans la mesure où les conditions de débits et de biomasse sont restées constantes), ne montrent pas de réponse liée à la variabilité entre les cycles étudiés.

Paramètre étudié	Statistique F	Significativité à 95%	Nombre de valeurs	Pente	Ordonnée à l'origine	R^2
SESTON	0,00015	non F(2;30)=3,32	31	0,492	2,363	0,89
PHEOPIGMENTS	1,09	non F(2;20)=3,49	25	0,497	0,174	0,94
CHLOROPHYLLE	2,33	non F(2;30)=3,32	35	0,459	0,151	0,63

Tableau 3. Tests de l'effet vives-eaux mortes-eaux sur la rétention totale. Résultats de l'ANCOVA sur le modèle Sortie = f (Entrée) et coefficients de régression estimés du modèle linéaire.

La figure 8 résume les résultats de calculs de la filtration sur les trois paramètres étudiés. Chaque calcul de filtration est exprimé dans sa relation avec la concentration du paramètre considéré. Les filtrations estimées s'établissent à 1,5 $l.h^{-1}.g\ sec^{-1}$ pour le seston, 1,4 $l.h^{-1}.g\ sec^{-1}$ pour les phéopigments et 1,6 $l.h^{-1}.g\ sec^{-1}$ pour la chlorophylle.

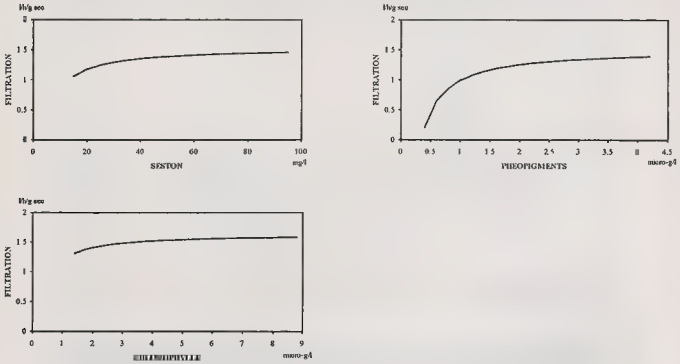


Figure 8 : Estimation de la filtration calculée à partir du seston, des phéopigments et de la chlorophylle en fonction de leurs concentrations respectives.

DISCUSSION

Les résultats présentés ne montrent pas d'effet de la concentration sur la filtration tant au niveau du cycle de marée semi-diurne (figure 8) que sur le cycle vives-eaux mortes-eaux (ANCOVA, P>0,05). La valeur de filtration estimée à 1,5 $l.h^{-1}$ .g sec^{-1} est concordante avec les calculs effectués par Hawkins et Bayne (1993) dans des expériences conduites parallèlement sur des individus. L'indépendance de la filtration avec la charge corrobore les résultats de Prins et Smaal (1990), Smaal *et al.* (1986) et Hawkins et Bayne (1993). Cependant, d'autres auteurs, Widdows *et al.* (1979), Kiørboe *et al.* (1980) mettent en évidence *a contrario* une influence négative de la charge sur la filtration. Il semble, en comparant les protocoles expérimentaux, que l'utilisation de populations de *Mytilus edulis* soumises aux conditions du milieu naturel en continu (Prins et Smaal, 1990; Smaal et al.,1986; cette étude) montre une filtration plus constante que dans des conditions typiquement expérimentales et sur des animaux isolés. Les études sur des animaux isolés peuvent engendrer de nombreux biais liés à la forte variabilité écophysiologique individuelle et au choix des individus sélectionnés pour leur forte activité.

Le calcul de la filtration utilisé dans cette étude est lié à l'efficacité de rétention du filtre branchial et peut donc varier en fonction de la distribution des tailles des particules. Pour l'huître *Crassostrea gigas*, la filtration calculée de la même manière présente des valeurs plus fortes pour la chlorophylle que pour le seston total (Soletchnik *et al.*, 1991). En effet, la majorité des cellules algales ont une taille supérieure au mode enregistré pour les particules minérales composant la majeure partie du seston. Ainsi, le filtre branchial possède une sélectivité plus forte pour les cellules algales que pour le seston. (Razet *et al.*,1990; Barillé *et al.*, 1993a).

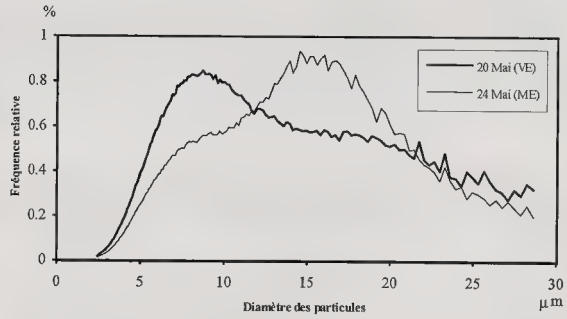


Figure 9. Distribution moyenne (fréquence relative) du volume de particules en fonction de la taille lors de deux marées en Mai 1992 au Chapus.

Vahl (1972), Møhlenberg et Riisgård (1978) montrent que la moule présente une rétention non sélective au-dessus de 2 µm. La figure 10 corrobore ces résultats, l'optimum de rétention étant atteint pratiquement dès le plus petit diamètre mesuré, soit 2,45 µm. Chez une population de *Crassostrea gigas*, l'optimum de rétention en milieu naturel, est estimé par Barillé *et al.* (1993b) à 10 µm. Cette différence entre les deux espèces explique que, chez la moule, contrairement à l'huître, la filtration calculée sur le seston rejoint celle calculée sur la chlorophylle. Dans ces cas et contrairement à *Crassostrea gigas*, la valeur de filtration peut être utilisée comme valeur de "taux de pompage".

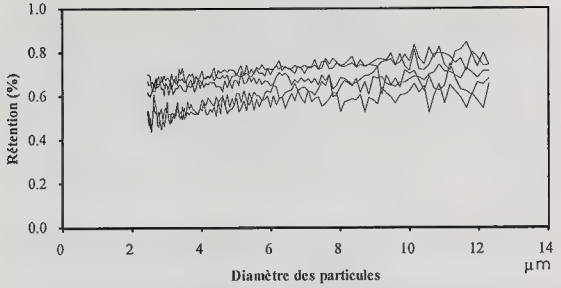


Figure 10. Rétention relative (%) des particules du seston en fonction de la taille lors du cycle de marée du 23 Mai 1992 (ME).

A Marennes-Oléron, lors des marées de vives-eaux, les charges sestoniques sont assez élevées et la distribution des tailles de particules, majoritairement inorganiques, est centrée sur 5 µm en nombre de particules (Prou *et al.*, 1992). Le mode s'établit entre 8 et 9 µm lorsque les distributions sont déterminées en volume (figure 9), confirmant les résultats obtenus par Barillé *et al.*, (1993b) en Mai 1991 sur ce même site. Cependant, en mortes-eaux (24 Mai), le mode se déplace autour de 15 µm (figure 9). Ceci s'explique par les charges sestoniques plus faibles causées par la sédimentation, augmentant l'importance relative des concentrations phytoplanctoniques. L'absence de sélectivité chez la moule au niveau de la rétention permet d'expliquer que, même en présence de distribution de taille de particules très différentes entre VE et ME, les tests de comparaison (ANCOVA) ne montrent aucune différence dans la filtration dans le cycle vives-eaux morte-eaux.

A débit et filtration constant (indépendance avec la charge), la consommation est proportionelle à la concentration d'entrée du race-way ([E-S]xd=FxE), (tableaux 1 et 2). Ceci s'avère juste au regard des tableaux 1 et 2. Pour le seston et les phéopigments, les marées de vives-eaux montrent des concentrations et des consommations plus fortes qu'en mortes-eaux. La chlorophylle, de même, montre une concentration et une consommation le 1er Juin plus faible que pour les autres cycles.

Dans le bassin de Marennes-Oléron, les périodes de forte croissance (printemps et automne) correspondent aux périodes de fortes concentrations planctoniques (Héral *et al.*, 1989). Les résultats exposés illustrent l'importance des différentes sources de chlorophylle à travers le cycle vives-eaux mortes-eaux. La consommation en vives-eaux est largement influencée par les apports du sédiment, qu'il s'agisse du phytoplancton détritique, des pseudofécès, des fécès ou des cellules phytobenthiques remises en suspension. La consommation en mortes-eaux est plutôt influencée par les cellules phytoplanctoniques ou les cellules phytobenthiques assez motiles pour rester en suspension dans la colonne d'eau (tychoplanctoniques). Les cycles étudiés montrent la prépondérance du genre *Rhizosolenia* sp. dans la composition algale. Les fortes concentrations rencontrées expliquent les fortes consommations de chlorophylle enregistrées pendant les cycles du 23 et du 28 Mai. Le 1er Juin, lorsque le bloom de *Rhizosolenia sp.* s'atténue, les consommations chutent. Le phytobenthos représenté principalement par les genres *Navicula sp.*, *Nitzschia sp.* et *Fragilaria sp.* assure alors l'essentiel de la consommation en chlorophylle. De Jonge et Van Beusekom (1992) montrent, dans

l'embouchure de l'Ems, que le phytobenthos participe pour 22% au total de la biomasse chlorophyllienne et pour 100% plus en amont où les remises en suspension sont plus fortes. Baillie et Welsh (1980), Anderson *et al.* (1981) donnent plusieurs causes à la remise en suspension du matériel phytobenthique et des phéopigments sur les estrans vaseux. Au début du flot, la faible hauteur d'eau, la vitesse du courant, l'effet du vent sur le front de marée et les courants de convexion liés à la différence de température entre l'eau et l'estran surchauffé pendant l'assec, expliquent les remises en suspension du sédiment et de la microflore associée.

Baillie et Welsh (1980) et Goulletquer (1989) notent la stabilité saisonnière de la biomasse phytobenthique contrairement à la biomasse phytoplanctonique plus sujette à de grandes variabilités temporelles. Les consommations des filtreurs en élevage sur les estrans sont donc très largement influencées par la flore phytobenthique. Le 1er Juin, par exemple ne montre pas d'importantes concentrations de cellules phytoplanctoniques (figure 6). La consommation est malgré tout de 4,15 $\mu g.h^{-1}.g^{-1}$ s.

Une partie du matériel consommé revient au milieu naturel sous forme de pseudofécès et de fécès. Les pigments ainsi dégradés après l'ingestion et illustrés ici par les phéopigments sont intégrés au processus d'érosion-sédimentation par leur agglutination dans les pelotes fécales. Ils interviennent ainsi, pendant leur phase de lyse, dans la consommation de l'animal.

La remise en suspension du matériel minéral dans la colonne d'eau agit comme une dilution de la ressource nutritive pour le bivalve si l'on se refère aux indices classiques de qualité de nourriture comme le pourcentage de matière organique (Berg et Newell, 1986) ou le rapport chlorophylle/seston total (Anderson et Meyer, 1986). L'impact de cette dilution est illustrée à la figure 9 où le mode des particules passe de 15 µm à 5 µm sous l'effet de l'augmentation de la charge sestonique majoritairement minérale. On peut supposer que cette différence de qualité de la nourriture entraîne chez l'animal un coût énergétique plus important en vives-eaux qu'en mortes-eaux. En effet, la filtration étant constante sur le cycle, c'est au niveau du tri des particules lors de la production des pseudofécès (Kiørboe et Møhlenberg, 1981) et lors de l'assimilation (Prins *et al.*, 1991), que l'animal peut être amené à une dépense énergétique plus élevée en vives-eaux qu'en mortes-eaux. Cette énergie dépensée semble malgré tout bien utilisée puisque la partie disponible pour la croissance (Scope for Growth) est en relation avec la charge sestonique (Hawkins et Bayne, 1993).

BIBLIOGRAPHIE

Anderson F.E., Black L., Watling L.E., Mook W. & Mayer L.M., 1981. A temporal and spatial study of mudflat erosion and deposition. *Journal of Sedimentary Petrology*, **51**(3) : 729-736.

Anderson F.E. & Meyer L.M., 1986. The interaction of tidal currents on a disturbed intertidal bottom with a resulting change in particulate matter quantity, texture and food quality. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **22** : 19-29.

Baillie P.W. & Welsh B.L., 1980. The effect of tidal resuspension on the distribution of intertidal epipelic algae in an estuary. *Estuarine and Coastal Marine Science*, **10** : 165-180.

Barillé L., Prou J., Héral M. & Bougrier S., 1993a. No influence of food quality, but ratio-dependent retention efficiencies in the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **171** : 91-106.

Barillé L., Prou J., Héral M. & Soletchnik P., 1993b. Feeding behaviour of a population of *Crassostrea gigas* in the natural environment of Marennes-Oleron during a spring tide cycle : resource availability and utilization. Poster World Aquaculture conference, Toremolinos, Spain.

Bayne B.L., 1976. Marine mussels, their ecology and physiology. Cambridge University Press, London.

Bayne B.L., 1992. Feeding physiology of bivalves : time-dependence and compensation for changes in food available, NATO ASI Series, subseries G : Ecological science vol. 33, R.F. Dame (ed.) : bivalve filter feeder in estuarine and coastal ecosystem processes.

Bayne B.L., Newell R.C., 1983. Physiological energetics of marine molluscs. In : Saleuddin, A.S.M. Wilbur, K.M. (eds.). The Mollusca, vol.4, Physiology, Part 1. Academic Press, New-York : 407-515.

Bayne B.L., Hawkins A.J.S. & Navarro E., 1987. Feeding and digestion by the common mussel Mytilus edulis L. (Bivalvia : Mollusca) in mixtures of silt and algal cells at low concentrations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **111** : 1-22.

Berg J.A., Newell R.I.E., 1986. Temporal and spatial variations in the composition of seston available to the suspension feeder *Crassostrea virginica*. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **23** : 375-386.

Boromthanarat S., 1986. Les bouchots à *Mytilus edulis* L. dans l'écosystème de Marennes-Oléron (France) : Aspects biologique et bioénergétique. Thèse Doctorat 3ème cycle, Océanologie, Université Aix-Marseille II : 142 p.

De Jonge V.N., 1992. Physical processes and dynamics of microphytobenthos in the Ems estuary (the Netherlands). Thesis Rijksuniversiteit Goningen. With ref. ISBN 90-369-0112-X : 176 p.

De Jonge V.N. & Van Beusekom J.E.E., 1992. Contribution of resuspended microphytobenthos to total phytoplankton in the Ems estuary and its possible role for grazers. *Netherlands Journal of Sea Research*, **30** : 91-105.

Fréchette M. & Bourget E., 1987. Significance of small-scale spatio-temporal heterogeneity in phytoplankton abundance for energy flow in *Mytilus edulis*. *Marine Biology*, **94** : 231-240.

Goulletquer P., 1989. Etude des facteurs environnementaux intervenant sur la production de la palourde japonaise d'élevage *Ruditapes philippinarum*. Thèse Doctorat 3ème cycle, Océanographie, Univ.ersité de Bretagne Occidentale : 347p.

Hawkins A.J.S. & Bayne B.L., 1993. Monitoring feeding responses to wide fluctuations in food availability that occur during natural tidal cycles. EEC FAR contract n° AQ2500.

Héral M., 1985. Evaluation of the carrying capacity of Molluscan Shellfish Ecosystems. Aquaculture Shellfish Culture Development and Management. International Seminar in La Rochelle, IFREMER : 297-318.

Héral M, Razet D., Deslous-Paoli J.M., Berthome J.P. & Garnier J., 1983. Caractéristiques saisonnières de l'hydrologie du complexe estuarien de Marennes-Oléron (France). *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches maritimes*, **46** : 97-119

Héral M., Deslous-Paoli J.M., Prou J., 1986. Dynamiques des productions et des biomasses des huîtres creuses cultivées (*Crassostrea angulata* et *Crassostrea gigas*) dans le bassin de Marennes-Oléron depuis un siècle. CIEM C.M. 1986/F : 41.

Héral M., Razet D & Prou J., 1989. Acquisition de données en continu sur la matière particulaire de la baie estuarienne de Marennes-Oléron pendant le bloom printanier planctonique : effet sur le taux de filtration de l'huître *Crassostrea gigas*. CIEM C.M./K : 34.

Jørgensen C.B., 1991. Bivalve filter feeding : hydrodynamics, bioenergetics, physiology and ecology. Olsen and Olsen, Fredensborg.

Kiørboe T., Møhlenberg F., 1981. Particle selection in suspension-feeding bivalves. *Marine Ecology Progress Series*, **5** : 291-296.

Kiørboe T., Møhlenberg F. & Nøhr O., 1980. Feeding, particle selection and carbon absorption in *Mytilus edulis* in different mixtures of algae and resuspended bottom material. *Ophelia*, **19**(2) : 193-205.

Matthews S., Lucas M.I., Stenton-Dozey J.M.E. & Brown A.C., 1989. Clearance and yield of bacterioplankton and particulates for two suspension-feeding, infaunal bivalves, *Donax serra* Röding and *Mactra lilacea* Lam. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **125** : 219-234.

Møhlenberg F. & Riisgård H.U., 1978. Efficiency of particle retention in 13 species of suspension feeding bivalves. *Ophelia*, 17 : 239-246.

Møhlenberg F. & Riisgård H.U., 1979. Filtration rate, using a new indirect technique in thirteen species of suspension feeding bivalves. *Marine Biology*, **54** : 143-147.

Neveux J., 1973. Recherches sur la chlorophylle a et la phéophytine a. Thèse Doctorat 3ème cycle, Océanographie, Université Paris VI : 116 p.

Prins T.C. & Smaal A.C., 1990. Benthic-pelagic coupling : the release of inorganic nutrients by an intertidal bed of *Mytilus edulis*. Trophic Relationships in the Marine Environment : 89-103.

Prins T.C., Smaal A.C. & Pouwer A.J., 1991. Selective ingestion of phytoplankton by the bivalves *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule* (L.). *Hydrobiological Bulletin*, **25**(1) : 93-100.

Prou J., 1991. Evolution temporelle de la composition de la colonne d'eau pendant un cycle vives-eaux mortes-eaux. Mémoire : 39 p.

Prou J., Soletchnik P., Héral M., Geairon P., Razet D. & Bougrier S., 1992. Characteristics of the particulate matter during the mai'92 experiment. Effect on ecophysiological functions on mussel and oyster populations. EEC FAR contract n° AQ2500.

Raillard O., 1991. Etude des interactions entre les processus physiques et biologiques intervenant dans la production de l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg) du bassin de Marennes-Oléron : essais de modélisation. Thèse Doctorat, Université de Paris VI : 212 p + annexes.

Razet D., Héral M., Prou J., Legrand J. & Sornin J.M., 1990. Variations des productions de biodepôts (fèces et pseudofécès) de l'huître *Crassostrea gigas* dans un estuaire macrotidal : baie de Marennes-Oléron. *Haliotis*, **10** : 143-161.

Ricard M., 1987. Atlas du phytoplancton marin. Vol. 2 : Diatomophycées. Editions du CNRS, Paris : 297 p.

Sauriau P.G., 1992. Les mollusques benthiques du bassin de Marennes-Oléron : estimation et cartographie des stocks non cultivés, compétition spatiale et trophique, dynamique de population de Cerastoderma edule (L.). Thèse Doctorat, Université de Bretagne Occidentale : 309 p.

Smaal A.C., Verhagen J.H.G., Coosen J. & Haas H.A., 1986. Interaction between seston quantity and quality and benthic suspension feeders in the oosterschelde, the Netherlands. *Ophelia*, **26** : 385-399.

Soletchnik P., Prou J., Héral M., Barillé L., Razet D. & Guezennec L., 1991. Influence de la charge particulaire sur la filtration d'une population d'huître *Crassostrea gigas* dans le bassin estuarien de Marennes-Oléron (France) : analyse de deux cycles de marée. CIEM C.M. 1991/F : 53.

Stenton-Dozey J.M.E. & Brown A.C., 1992. Clearance and retention efficiency of natural suspended particles by the rock-pool bivalve Venerupis corrugatus in relation to tidal availability. *Marine Ecology Progress Series*, **82** : 175-186.

Vahl O., 1972. Efficiency of particle retention in *Mytilus edulis* L. *Ophelia*, **10** : 17-25.

Widdows J., Fieth P. & Worrall C.M., 1979. Relationships between seston, available food and feeding activity in the common Mussel *Mytilus edulis*. *Marine Biology*, **50** : 195-207.

Wright R.T., Coffin R.B., Ersing C.P. & Pearson D., 1982. Field and laboratory measurements of bivalve filtration of natural marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, **27** : 91-98.

Yentsch C.S. & Menzel D.W., 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Research*, **19** : 1221-1231.

Haliotis 23 : 155-168 (1994) Société Française de Malacologie

Bilan des essais d'élevage du pétoncle noir, *Chlamys varia* (Linné) dans le Bassin d'Arcachon, France

René ROBERT [1], *Gilles TRUT* [2], *Jean-Louis LABORDE* [2] *et Philippe MINER* [1]

ABSTRACT

Until 1960, the Black scallop *Chlamys varia* (Linné, 1758) was relatively abundant along the French Atlantic coasts. Today most of these natural beds have disappeared. Because mollusc hatchery and nursery techniques have been mastered, the reintroduction of this species, under control, was carried out in several areas and particularly in the Bay of Arcachon, from 1989 to 1992. Good results were obtained in hatchery and nursery but the development of the juveniles in the natural fields was poor. The growth of *Chlamys varia* was satisfactory but heavy mortalities were rapidly recorded which could not be related to the hydrobiological conditions. This species seems to be very sensitive to short emersion and removal operations which are incompatible with aquaculture processes.

RÉSUMÉ

Jusqu'en 1960, le pétoncle noir *Chlamys varia* (Linné, 1758) était largement distribué sur les côtes atlantiques françaises. Actuellement, la plupart de ces gisements se sont raréfiés. Les techniques de reproduction contrôlée de mollusques étant maintenant relativement maîtrisées, des essais de réimplantation de cette espèce ont pu être tentés dans plusieurs sites ostréicoles, dont le bassin d'Arcachon, de 1989 à 1992. Malgré des résultats plutôt satisfaisants en écloserie et nurserie, les essais de grossissement se sont soldés par un échec. Si de bonnes croissances ont été enregistrées dans le bassin d'Arcachon au cours de ces trois années, ces performances ont été contrecarrées par de très fortes mortalités apparaissant peu de temps après la mise en place des élevages. Bien que l'espèce soit considérée comme relativement sensible aux facteurs du milieu, les conditions hydrobiologiques régnant sur la baie à cette période ne peuvent expliquer ces résultats. *Chlamys varia* semble mal supporter les diverses manipulations (émersion de courte durée, dégrappage) difficilement évitables au cours d'un cycle aquacole.

INTRODUCTION

Jusqu'en 1960, le pétoncle noir *Chlamys varia* (Linné, 1758) était largement distribué sur les côtes atlantiques françaises (Letaconnoux et Audouin, 1956). Puis pour des raisons encore mal cernées à ce jour, et qui pourraient être la surexploitation, la prédation, la compétition trophique, l'épizootie, la phytotoxicité..., ces bancs naturels se sont raréfiés dans la plupart des secteurs. Ainsi, dans le bassin d'Arcachon ces gisements, relativement abondants dans les années 1950, étaient situés

[1] Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER), Centre de Brest, Laboratoire Aquaculture, Unité Mollusque, Pointe du Diable, BP 70, 29280, Plouzané, France.

[2] Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER), Quai du Commandant Silhouette, 33120, Arcachon, France.

le long du chenal du Teychan, y compris dans la zone la plus continentale (fig. 1). Actuellement ceux-ci sont essentiellement présents, en faible quantité, dans la zone océanique du bassin (Bouchet, CNRS Bordeaux, com. pers.).

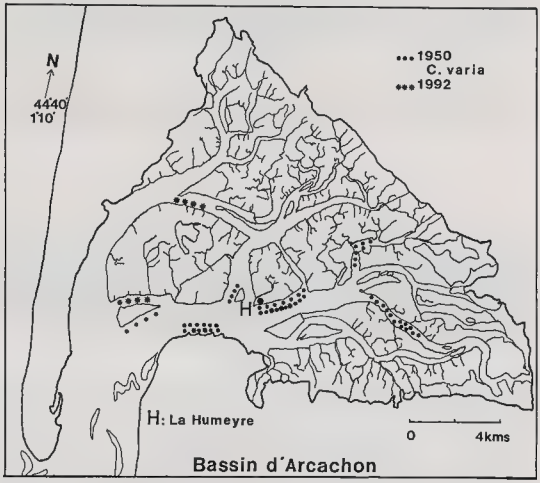


Figure 1. Localisation du secteur d'étude et emplacement des gisements naturels du pétoncle noir *Chlamys varia*.

Bien que représentant encore la principale source d'approvisionnement française, la rade de Brest voit depuis peu sa production s'effondrer: 500 tonnes en 1980, 100 en 1990 (Merrien, *in* Dao et Caisey, 1992). Pourtant le recrutement semblait y être généralement abondant si l'on fait référence aux différents essais de captage réalisés (Le Pennec, 1985; Dao et Caisey, 1992).

Les techniques de reproduction contrôlée de mollusques étant maintenant relativement maîtrisées, des essais de réimplantation de cette espèce ont pu être tentés dans plusieurs sites ostréicoles, de 1989 à 1992, dans le cadre du programme Diversification Conchylicole mis en place par l'IFREMER. Le présent travail a pour objectif de dresser, d'une part, le bilan des opérations d'écloserie et de prégrossissement, et d'autre part, de rapporter les résultats concernant la phase de grossissement de *Chlamys varia* dans le bassin d'Arcachon.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Afin de répondre au mieux aux pratiques culturales des différents bassins conchylicoles et afin de faciliter les comparaisons inter-sites, la stratégie suivante a été adoptée (tableau 1):

Phase de développement	Secteur géographique	Principale technique retenue
Larvaire-postlarvaire	Argenton (Bretagne)	Ecloserie-Micronurserie
Prégrossissement Phase 1	Rade de Brest (Bretagne)	En surélévation en mer ouverte
Prégrossissement Phase 2	Bouin (Vendée)	Nurserie
Grossissement	Rade de Brest	En surélévation en mer ouverte
Grossissement	Marennes-Oléron (Charente-Maritime)	En surélévation en marais
Grossissement	Arcachon (Gironde)	En surélévation sur l'estran En suspension en mer ouverte
Grossissement	Golfe du Lion (Hérault)	En suspension en mer ouverte

Tableau 1. Techniques utilisées pour la mise en place des essais d'élevage du pétoncle noir *Chlamys varia* sur le littoral français.

En 1990, l'indisponibilité des structures d'élevage n'a pas permis d'effectuer, comme prévu, la phase 1 du prégrossissement. Les postlarves ont donc été transférées directement de l'écloserie d'Argenton à la nourricerie de Bouin. Les résultats relatifs au prégrossissement concerneront donc les données acquises en 1989.

Les techniques utilisées pour la conduite des élevages larvaires et postlarvaires de Pectinidae ont été décrites par ailleurs (Cochard et Gérard, 1987; Robert *et al.*, 1994). Il en est de même pour le prégrossissement en mer ouverte (Buestel *et al.*, 1985) et en marais (Baud, 1990). Elles ne seront donc pas détaillées ici.

En ce qui concerne les essais d'élevage du pétoncle noir dans le Bassin d'Arcachon, deux expériences successives ont été menées de 1989 à 1992.

Les émersions supérieures à une heure étant difficilement tolérées par cette espèce subtidale (Bodoy *et al.*, 1991), le site de La Humeyre a été retenu (fig. 1). Les animaux ont été placés dans ce secteur, soit sur une zone d'estran ne découvrant que peu de temps lors de marées de coefficient supérieur à 100, soit en bordure du chenal du Teychan, à cinq mètres de profondeur à basse mer. Ce site est caractérisé par des eaux de type néritique externe (Bouchet, 1968) et la présence de pétoncles autochtones y a toujours été signalée (fig. 1).

La première expérience menée de novembre 1989 à octobre 1990 avait pour but de dégager l'influence de la durée d'immersion et de la densité d'élevage sur le développement de *Chlamys varia*. Dès leur réception, les animaux ont été mis en stabulation dans des poches ostréicoles (vide de maille de 9 mm), en eau circulante, dans les bassins de la station avant leur transfert en milieu naturel. Deux techniques d'élevage ont été comparées:

- l'élevage sur estran en surélevé sur table ostréicole.
- l'élevage en immersion permanente sur filière.

La forte colonisation par le naissain des parois verticales des structures d'élevage, constatée lors des phases de micronurserie et de nurserie, nous a conduit à utiliser, dans les deux cas, des casiers à crevette (vide de maille de 9 mm) légèrement modifiés. Ces derniers offraient une importante surface de colonisation tout en restant faciles à manipuler.

Chacune des deux filières de sub-surface de dix mètres de longueur était constituée de six casiers attachés à une corde, l'ensemble étant lesté à une des extrémités par un corps-mort de 200 kg, à l'autre par deux poids de 20 kg (fig. 2). Elles ont été immergées à une vingtaine de mètres de distance du parc choisi pour l'élevage sur estran.

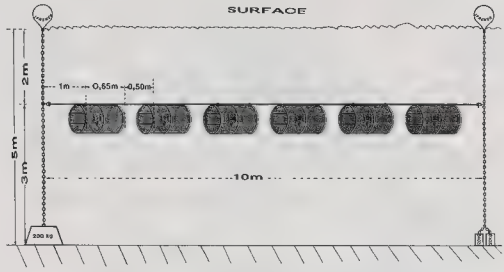


Figure 2. Type de filière de sub-surface utilisée pour l'élevage, en immersion permanente, de *Chlamys varia*.

Quatre densités ont été testées en triplicata:

- sur filière, 300 individus par casier, (soit 500.m^{-2}), 500 (850.m^{-2}), 1000 (1700.m^{-2}) et 1500 (2500. m^{-2}).
- sur estran, 1000, 1500 individus par casier.

En février 1990, les animaux restant sur la totalité des structures ont été mélangés puis répartis dans quatre casiers, sur estran, deux de densité 1000, et deux de densité 500.

La seconde expérience a été conduite de novembre 1990 à juillet 1992 afin de tester l'influence de la surface de colonisation sur la croissance et la mortalité de *Chlamys varia*. De petite taille à leur réception (hauteur moyenne de 6,55 mm ± 0,13) les juvéniles ont été mis en prégrossissement sur estran en poches ostréicoles (vide de maille de 4 à 7 mm) à la densité d'environ 3000 par poche (soit 6000. m^{-2}) jusqu'en août 1991. Ils étaient placés ultérieurement à la densité de 700.m^{-2} dans des casiers, équipés intérieurement ou non de structures de fixation alvéolaires, de type collecteur espagnol. Pour chaque condition (technique, densité, surface de colonisation), 30 individus étaient prélevés trimestriellement. Transportés rapidement au laboratoire, les pétoncles étaient débarrassés de leur épibionte avant acquisition des données biométriques individuelles. Les hauteurs, selon l'axe dorso-ventral, étaient acquises à l'aide d'un pied à coulisse électronique, Type Digit cal SM, et les poids par pesée sur une balance de précision, type Metler AE163. Les mortalités étaient calculées sur la population entière et la hauteur des individus morts relevée.

Parallèlement à l'acquisition des données sur *Chlamys varia*, un suivi des principaux paramètres du milieu était opéré, pendant toute la durée des essais, au Tès, station caractéristique des eaux néritiques externes qui baignent le site de La Humeyre.

Les échantillons d'eau ont été prélevés en surface, toutes les semaines à la mi-journée. Des mesures de pleine mer en période de mortes eaux et de basse mer en période de vives eaux ont donc été réalisées en alternance.

La température et la salinité ont été mesurées sur de l'eau de mer brute, à l'aide d'un thermo-salinomètre digital VTV, à lecture directe. Le matériel particulaire total a été déterminé selon la méthode d'Aminot et Chaussepied (1983). La chlorophylle *a* et les phéopigments associés ont été dosés d'après les techniques de Yentsch et Menzel (1963).

RÉSULTATS

Développements larvaire et postlarvaire

Les pontes ont été induites en avril 1989 et en juin 1990. Les élevages larvaires ont été réalisés sans antibiotique. Les taux de formation de larves D étaient compris entre 60 et 82%. De bons développements permettaient des rendements d'élevage larvaire compris entre 72 et 88%. Les élevages larvaires ont été conduits pendant 18 jours avec une croissance journalière d'environ 6 $\mu m.j^{-1}$ (fig. 3). Bien que les taux de métamorphose, estimés au bout d'une semaine, étaient élevés (compris entre 70 et 80%) la survie en micronurserie est restée faible, de l'ordre de 30% après un mois et seulement 10% au bout de deux mois d'élevage. A l'issue de ces derniers, les postlarves, ont été transférées soit en rade de Brest, à la taille d'environ 1,5 mm, soit directement à la nurserie de Bouin, à la taille d'environ 3 mm.

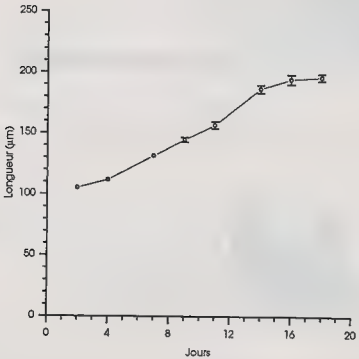


Figure 3. Croissance larvaire (µm ± ic 95 %) de *Chlamys varia* en écloserie.

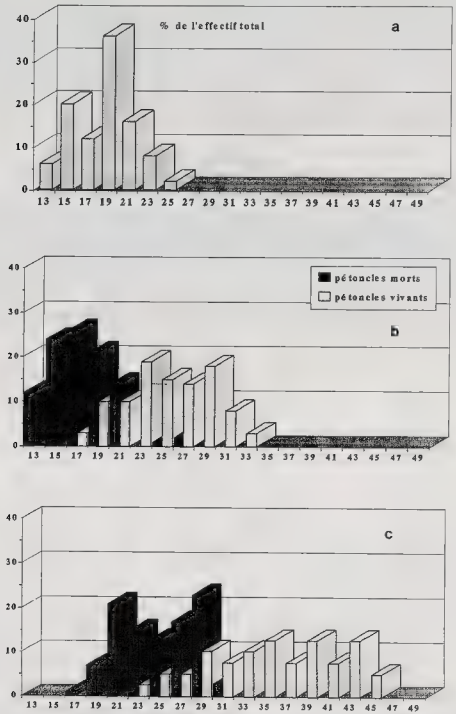


Figure 4. Distribution des hauteurs en mm de *Chlamys varia* du lot initial en novembre 1989 (a), après 4 mois d'élevage, en février 1990 (b), et après 8 mois d'élevage, en juin 1990 (c), dans le bassin d'Arcachon.

Prégrossissement, phase 1

A la fin de cette phase (2 mois), la survie était de 83%. La hauteur moyenne était de 8 mm, soit un accroissement d'environ 0,10 mm.j^{-1} (Fleury, IFREMER Brest, com. pers.).

Prégrossissement, phase 2

A l'issue de cette première phase, 60% du cheptel étaient transférés à la nurserie expérimentale de Bouin pour un prégrossissement intensif. Au bout de 70 j, la survie était de 74% et la hauteur moyenne de 17 mm soit un accroissement d'environ 0,15 mm.j^{-1} (Baud, IFREMER Nantes, com. pers.).

Grossissement

1ère expérience

Au moment de la mise en élevage la mortalité avoisinait 5 % de l'effectif total. Le lot était caractérisé par une hauteur moyenne de 17,61 mm ± 0,82 et un poids moyen de 0,983 g ± 0,15. L'échantillon observé présentait cependant une distribution d'allure bimodale (fig. 4a).

Quatre mois après leur mise en place (février 1990), les élevages sur filière ont dû être arrêtés en raisons d'incidents techniques.

Mortalité

En février 1990, quelle que soit la densité ou la technique d'élevage, de très fortes mortalités ont affecté l'ensemble des lots (≥70%) et aucune différence marquée n'était observée entre les élevages sur estran et les élevages sur filière (tableau 2).

	ESTRAN			FILIERE			
Densité d'élevage	300	1000	1500	300	500	1000	1500
mortalité au 21.02.1990	70%	77%	75%	78%	80%	83%	79%

Tableau 2. Taux de mortalité de *Chlamys varia* dans le bassin d'Arcachon, après quatre mois d'élevage (février 1990).

L'élevage sur estran étant le seul retenu tout au long de cet essai, les données rapportées ci-dessous concernent cette seule technique. L'étude des distributions des hauteurs montre que la mortalité a essentiellement affecté des individus à faible croissance (figs. 4a, 4b et 4c). En fin d'expérience (novembre 90) la mortalité cumulée représentait 98 % de l'effectif de départ (fig. 5).

Croissance

En février 1990, les pétoncles élevés sur filière présentaient une hauteur moyenne plus faible (tableau 3).

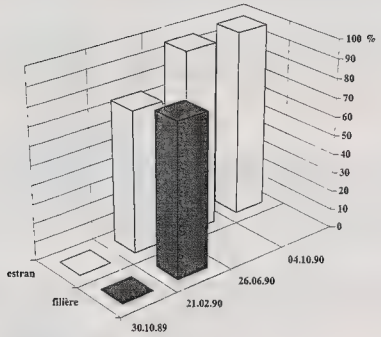


Figure 5. Mortalité cumulée de *Chlamys varia*, élevé dans le bassin d'Arcachon, de novembre 1989 à octobre 1990.

	ESTRAN			FILIERE			
Densité d'élevage	300	1000	1500	300	500	1000	1500
hauteur moyenne au 21.02.1990	26.97±1.54	24.65±0.76	24.02±0.84	22.91±1.37	23.02±1 11	22.51±1.05	20.95±0.81

Tableau 3. Hauteur moyenne (mm ± ic 95%) de *Chlamys varia*, à l'issue de quatre mois d'élevage, dans le bassin d'Arcachon (février 1990).

Source de variation	DDL	Carré moyen	Test f	Signification
Structure	1	294.14	18.96	***
Densité	2	60.84	3.9	*
Interaction structure-densité	2	11.47	0.74	NS
Résiduelle	174	15.59	-	NS

Tableau 4. Effet de la technique d'élevage et de la densité sur la hauteur de *Chlamys varia*, après 4 mois d'élevage, dans le bassin d'Arcachon (février 1990): analyse de variance à deux facteurs.
*** : significatif à p=0,001; * : significatif à p=0,05; NS non significatif.

Une analyse de variance à deux facteurs contrôlés a permis de démonter l'existence de telles différences.

La courbe des hauteurs a été tracée à partir des moyennes des valeurs mesurées sur les coquillages cultivés sur estran à la densité 1000 (1700. m^{-2}). Pendant toute la durée de l'expérience la croissance de *Chlamys varia* était linéaire, quelle que soit la saison (fig. 6a). Par contre, la pente de la courbe d'évolution des poids moyens s'accentuait au cours de la période allant de mars à juin (fig. 6b) indiquant une croissance printanière plus marquée.

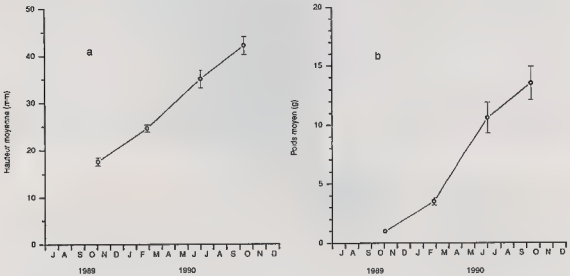


Figure 6. Évolution des hauteurs moyennes (mm ± ic 95%)(a) et des poids totaux moyens (g ± ic 95%) (b) de *Chlamys varia*, élevé dans le bassin d'Arcachon, de novembre 1989 à octobre 1990.

2ème expérience

L'échantillon de départ, distribué suivant une loi normale, était constitué d'animaux, deux à trois fois plus petits que ceux mis en place lors de la première expérience. Il était caractérisé par une longueur moyenne de 6,55 mm ± 0,13, un poids moyen de 0,04 g et une mortalité de 14%.

Mortalité

Comme lors de la première expérience, la mortalité était importante et atteignait 98 % en juillet 1992 (fig. 7). Aucune différence n'était relevée entre les deux types d'élevage (casier équipé ou non de structures internes).

Croissance

De novembre 1990 à décembre 1992, la hauteur moyenne des individus passait d'environ 11 à 38 mm, sans influence marquée de la technique d'élevage. Un ralentissement de la croissance linéaire était noté ultérieurement avec des hauteurs voisines de 40 mm en juillet 1992 (fig. 8 a). Une moindre croissance pondérale était également notée en fin d'expérience (fig. 8b). Ce fléchissement était cependant moins prononcé, mais permettait de dégager plus clairement l'influence de la technique d'élevage. Ainsi, en juillet 1992, les poids moyens étaient compris entre 10 et 13 g.

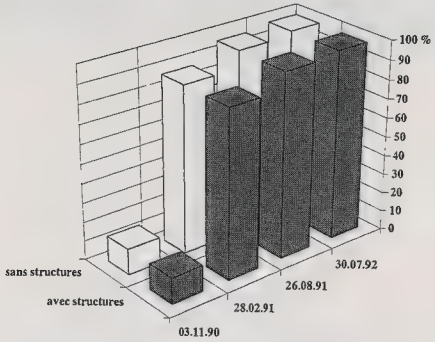


Figure 7. Mortalité cumulée de *Chlamys varia*, élevé dans le bassin d'Arcachon, de novembre 1990 à juillet 1992.

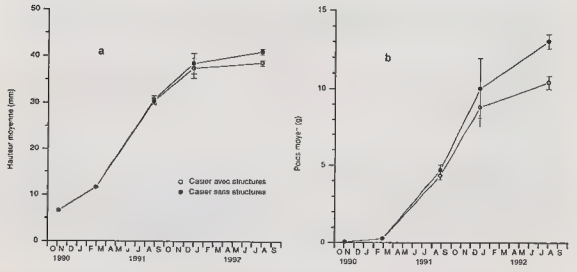


Figure 8. Évolution des hauteurs moyennes (mm ± ic 95%)(a) et des poids totaux moyens (g ± ic 95%) (b) de *Chlamys varia*, élevé dans le bassin d'Arcachon, de novembre 1990 à juillet 1992.

Caractéristiques physico-chimiques et biologiques du milieu

L'évolution des paramètres température et salinité au cours de cette période traduit le caractère particulier de l'année 1990. Les températures enregistrées à la fin de l'automne 1989, lors de la mise en place des premiers élevages, étaient voisines de 15° C, diminuaient jusqu'à 9° C durant l'hiver 1990 puis augmentaient progressivement jusqu'à la valeur très forte de 25° C en juillet (fig. 9a). En 1991 et 1992, les températures hivernales étaient plus basses, voisines de 5° C, et les températures estivales enregistrées en 1991 plus faibles, 22° C à 23° C.

Durant toute l'année 1990, les salinités ont oscillé autour de 30‰, les variations du tracé étant essentiellement dues à l'alternance des prélèvements de basse mer et de pleine mer (fig. 9b). A l'inverse, des fortes dessalures étaient enregistrées au cours des hivers 1991 et 1992 où des valeurs voisines de 20‰ ont été mesurées lors de basses mer.

Au cours des années 1990, 1991 et 1992, les teneurs en seston ont été fortes et variables de novembre à avril, voisines de 20 mg. l^{-1}, puis plus faibles et plus constantes au cours de l'été, 5 à 10 mg. l^{-1} (fig. 9c).

Durant les mois de mars, avril et mai, un groupe de pics correspondant aux floraisons phytoplanctoniques printanières était régulièrement observé (fig. 9d). Ces dernières, d'intensité moyenne en 1989 et 1990 (10 µg.l^{-1}) étaient faibles en 1991 et 1992 (3 à 4 µg.l^{-1}). Une valeur isolée, assez forte, a été enregistrée au milieu de l'été 1990.

DISCUSSION ET CONCLUSION

En ce qui concerne les phases de développement en écloserie, des résultats similaires ont été rapportés par ailleurs (Le Pennec et Diss-Mengus, 1987): bon rendement de formation de larves D (>60%), bonne croissance larvaire (6 µm.j^{-1}), bon rendement d'élevage larvaire (>70%) et fort taux de métamorphose (>70%). A l'inverse, de fortes mortalités ont affecté les postlarves, 70% et 90% respectivement après un et deux mois d'élevage. Celles-ci ont été notées, la plupart du temps, après séparation des animaux de leur support, opération nécessaire lors des changements de maille des tamis d'élevage. Elles peuvent aussi être expliquées par des besoins spécifiques du pétoncle, non couverts à ce jour. Ainsi une forte colonisation des parois verticales des structures d'élevage a été notée, ce comportement n'étant pas retrouvé chez *Pecten maximus* (Linné, 1758) ni chez *Patinopecten yessoensis* (Jay, 1856) élevés en parallèle (Robert *et al.*, 1993). De plus, à ce stade, il semble que les besoins nutritionnels de cette espèce soient supérieurs à ceux de *Pecten maximus* (données non publiées). Une adaptation des techniques d'élevage post larvaire à ce pectinidé devrait probablement permettre une amélioration sensible des taux de survie.

Durant la phase de prégrossissement, de bons résultats ont également été obtenus avec des taux de survie supérieurs à 70% et des croissances journalières comprises entre 0,10 et 0,15 mm.

A l'inverse, les essais de grossissement de *Chlamys varia* se sont soldés par un échec lié à des mortalités massives. Ces dernières se sont exprimées, dans les deux expériences, peu de temps après le transfert des juvéniles en mer, c'est à dire pendant l'hivers (≥ 70% en février). D'autre part, elles se sont manifestées sur des individus n'ayant présenté que peu ou pas de croissance tout au long du cycle d'élevage. Ces résultats sont compatibles avec ceux obtenus, lors de la première expérience, en rade de Brest (Fleury, IFREMER Brest, com. pers), à Marennes-Oléron (Bodoy *et al.*, 1990, 1991) et dans le golfe du Lion (Coatanéa, IFREMER Palavas, com. pers). Par contre, ils sont en opposition avec ceux rapportés par Bodoy *et al.* (1992) lors du deuxième essai, ces auteurs ne retrouvant pas les phénomènes de mortalités massives rencontrées antérieurement. Elles restent néanmoins non négligeables mais plus diffuses dans le temps.

Lors de la première expérience, croissances linéaire et pondérale étaient satisfaisantes, les animaux atteignant 40 mm et 13 g à l'issue d'une année d'élevage. Une analyse de variance à deux facteurs contrôlés a permis de confirmer l'existence d'un effet densité et d'un effet technique sur la croissance du pétoncle. Celle-ci montrait, d'une part, l'inexistence d'interaction significative entre

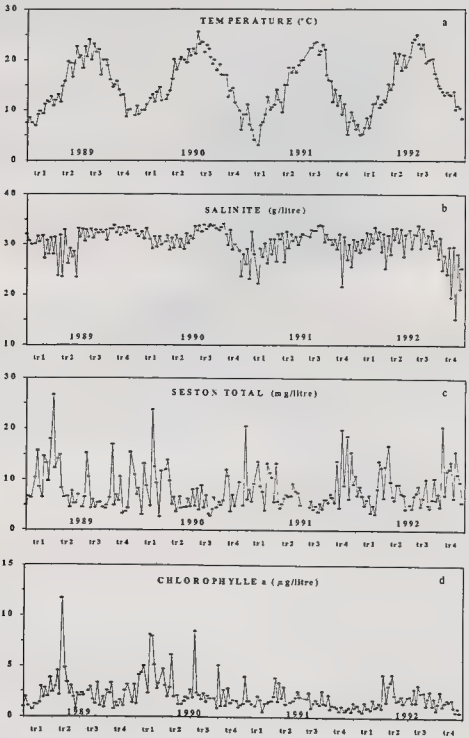


Figure 9. Évolution des températures (a), des salinités (b), des teneurs en seston total (c) et en chlorophylle *a* (d) de l'eau de mer, à la station du Tès (bassin d'Arcachon) de 1989 à 1992.

les deux facteurs testés et, d'autre part, l'importance prépondérante de la technique d'élevage sur le développement de *Chlamys varia*. Les meilleures performances de croissance sont obtenues sur estran pour de faibles densités d'élevage (500. m^{-2}). La densité d'élevage a une action certes importante sur la croissance mais demeure secondaire par rapport à la technique utilisée. De bonnes croissances étaient également relevées lors de la seconde expérience et permettaient de mettre en évidence l'influence de la technique d'élevage, les pétoncles élevés dans des casiers sans structures présentant un meilleur développement. Malgré des croissances correctes, les fortes mortalités enregistrées conduisent à un échec. Pourtant des essais de grossissement de cette espèce ont déjà été couronnés de succès: en rade de Brest dans les années 1970-1980 (Gérard, 1984) et surtout, plus récemment, à San Ciprian, au nord de la Galice, (Cancelo *et al.*, 1992). Les juvéniles, issus d'écloserie, atteignaient la taille commerciale (40 mm) après 15 mois de culture, les mortalités restant inférieures à 2% malgré de forte densité en élevage. Il semble difficile d'invoquer, à première vue, les conditions hydrobiologiques régnant sur le bassin d'Arcachon pour expliquer ces mortalités. En effet le minimum thermique était de 5° C et le maximum de 25° C. A la mise en place des essais, ces températures étaient comprises entre 10 et 15° C. Les salinités, quant à elles, étaient toujours supérieures à 20‰, valeur seuil en dessous de laquelle ce paramètre affecte *Chlamys varia* (Bodoy *et al.*, 1992). Comparativement aux données rapportées par Cancelo *et al.* (1992), températures comprises entre 12 et 18° C et salinités comprises entre 26 et 31‰, le bassin d'Arcachon présente des conditions hydrobiologiques nettement plus instables. Cependant, cette espèce semble capable de supporter de larges variations de ces paramètres (Bodoy *et al.*, 1992).

Les mortalités ont souvent été notées après manipulation des animaux. L'arrachement du byssus, consécutif à la séparation de l'animal de son support, semblait être une hypothèse séduisante pour expliquer celles-ci. Or, les analyses histologiques ne montrent aucune blessure particulière au niveau des tissus byssogènes (Oheix, 1990). Bien que les travaux de Cancelo *et al.* (1992), n'abondent pas dans ce sens, la technique mise en oeuvre pour les essais de grossissement de *Chlamys varia* en poche ou casier ostréicole paraît inadaptée. L'animal nécessite un support pour son développement mais semble aussi mal supporter les diverses manipulations. Ainsi les différents semis effectués en rade de Brest, à partir du naissain collecté en milieu naturel, de 1977 à 1982, ont mis en évidence le rôle prépondérant des supports pour l'élevage du pétoncle noir (Gérard, 1984). Si de tels essais aquacoles doivent être repris, il semblerait intéressant d'utiliser, dès la micronurserie, des structures de fixation amovibles d'où les animaux ne seraient jamais séparés.

BIBLIOGRAPHIE

Aminot A. & Chaussepied M., 1983. Manuel des analyses chimiques en milieu marin. CNEXO : 395 p.

Baud J.P., 1990. Prégrossissement intensif en marais de mollusques filtreurs : bilan des travaux. *Aqua Revue*, **29** : 38-43.

Bodoy A., Garnier J. & Heurtebise S., 1990. L'élevage hivernal du pétoncle noir *Chlamys varia* sur les côtes de Charente-Maritime. Rapport IFREMER, RIDRV 90-36 RA/La Tremblade : 55 p.

Bodoy A., Garnier J. & Heurtebise S., 1991. Diversification des productions conchylicoles en Poitou-Charentes. L'élevage du pétoncle noir *Chlamys varia*. Rapport IFREMER, RIDRV 91-11RA/La Tremblade : 65 p.

Bodoy A., Garnier J. & Heurtebise S., 1992. Les possibilités d'élevage du pétoncle noir *Chlamys varia* dans les marais maritimes de la région Poitou-Charentes. Rapport IFREMER, RIDRV-92-014-RA/La Tremblade, 26 p.

Bouchet J.M. 1968. Étude océanographique des chenaux du bassin d'Arcachon. Thèse d'Etat, Université de Bordeaux : 306 p.

Buestel D., Guénolé A. & Mingant C., 1985. Prégrossissement du naissain de coquille Saint Jacques en structure de fond avec accès en plongée sous marine : aspects technologiques. *La Pêche Maritime*, **1293** : 800-804.

Cochard J.C. & Gérard A., 1987. Production artificielle de naissain de coquille St Jacques, *Pecten maximus* (L.). en rade de Brest. Analyse des facteurs affectant la croissance larvaire. 6th International Pectinid Workshop, Menai Bridge, Wales, 9-14 April, 1987, 13 p . (mimeo).

Concelo M.J., Guerra A., Fernandez A., Gabin C. & Fernandez J., 1992. La culture suspendue de *Chlamys varia* de la nourricerie à la taille commerciale, en Galice (Espagne). *Haliotis*, **22** (IFREMER, Actes de Colloques, 14) : 119-126.

Dao J.C. & Caisey X., 1992. Captage de naissain de Pectinidae en rade de Brest. Incidences sur les programmes d'aménagement. Rapport IFREMER, RIDRV 92-002 RA/Brest : 40 p.

Gérard A., 1984. Rapport préliminaire sur les expériences de captage des pétoncles noirs. Rapport Comité Local des Pêches Maritimes de Brest : 15 p.

Letaconnoux R. & Audouin J., 1956. Contribution à l'étude du pétoncle (*Chlamys varia* L.). *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, **20**(2) : 134-155.

Le Pennec M., 1985. Captage original de naissain de bivalves en zone intertidale. *Oceanis*, **11** (3) : 295-306.

Le Pennec M. & Diss-Mengus B., 1987. Aquaculture de *Chlamys varia* (L) : données sur la biologie de la larve et de la postlarve. *Vie Marine*, **8** : 37-42.

Oheix J., 1990. Croissance et mortalité du pétoncle noir (*Chlamys varia*) en élevage intensif. Document interne IFREMER Bouin, 40 p.

Robert R., Miner P., Mazuret M. & Connan J.P., 1993. Observations on larval development and settlement of *Patinopecten yessoensis* in hatchery. Can. Techn. Report, sous presse.

Robert R., Miner P., Mazuret M. & Connan J P., 1993. L'écloserie expérimentale d'Argenton. Bilan et perpective. *Équinoxe*, sous presse.

Yentsch C.S. & Menzel D.W., 1963. A method for determination of phytoplancton chlorophyll and pheophytin by fluorescence. *Deep Sea Research*, **10** : 221-231.

The food value of starch rich flagellates for *Pecten maximus* (Linné) larvae. Preliminary results

René ROBERT [1], *Jeanne MOAL* [1], *Maria-José CAMPILLO* [2] *et Jean-Yves DANIEL* [1]

RESUME

L'amylase est la principale enzyme digestive chez les larves de *Pecten maximus* (Linné) indiquant la faculté de digérer l'amidon. La valeur alimentaire de deux algues-fourrage riches en ce composé a donc été testée sur des larves de *P. maximus*. Afin de mettre en évidence d'éventuelles différences, deux types de témoins ont été utilisés: un témoin monospécifique, pauvre en amidon, *Isochrysis* aff *galbana* et un témoin plurispécifique utilisé en routine à Argenton pour l'élevage larvaire de *P. maximus* (Robert *et al.*, 1994). Ce régime dit "standard" est constitué de trois espèces, *Pavlova lutheri*, *Isochrysis* aff *galbana* et *Skeletonema costatum*, appelé mélange PTS. Le développement larvaire a été suivi par analyse d'images et les processus d'ingestion et de digestion en microscopie à épifluorescence. Les contenus biochimiques des algues monospécifiques et des larves ont également été étudiés. La meilleure croissance larvaire était obtenue avec le mélange PTS. A l'inverse, aucune croissance n'était observée lorsque ces mêmes larves étaient alimentées avec *Porphyridium cruentum* qui entraînait des mortalités dans les élevages dès le 16ème jour (90%). Cette algue était ingérée mais très faiblement digérée. Au 16ème j, les larves nourries avec *P. cruentum* présentaient un taux de matière organique inférieur à celui détecté chez des larves de 2 j. Au 23ème j, les larves nourries avec *Rhodomonas salina* présentaient un contenu organique supérieur à celui relevé chez les véligères alimentées avec *Isochrysis* aff *galbana*, mais leur composition relative était similaire.

ABSTRACT

Pecten maximus larvae exhibit amylase as a main digestive enzyme indicating the possibility of starch hydrolysis. The food value of *Rhodomonas salina* and *Porphyridium cruentum*, both rich in starch, on the development of *Pecten maximus* larvae was investigated. The larval development was studied by means of an image analysis technique and epifluorescence microscopy was used for detecting ingestion and digestion of each phytoplankton species. The biochemical contents of algae and larvae were also assessed. The best growth of *Pecten maximus* larvae was observed when fed with the mixture PTS (plurispecific control). No growth was observed for larvae fed with *Porphyridium cruentum* of which most of the population died on day 16 (90%). This algal species was greatly ingested but poorly digested. The larvae fed with *Porphyridium cruentum* exhibited lower organic content on day 16 than on day 2. On day 23, higher organic content was found in larvae fed with *Rhodomonas salina* but compared to those fed with *Isochrysis* aff *galbana* (monospecific control), their relative composition was similar.

[1] Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER), Unité Mollusques, Pointe du Diable, BP 70, F-29280 Plouzané, France.

[2] Centro de Experimentación en Aquicultura, Couso, Ribeira, E-15960 La Coruña, Espana

INTRODUCTION

Despite the ability of hatcheries and nurseries to produce large quantities of spat, some aspects of the nutritional requirements of molluscs larvae and juveniles are still unknown. Live unicellular algae remain today the major source of nutrition for bivalves and the best algal diet is still being investigated. In our standard conditions (Robert *et al.*, 1994), larvae of *Pecten maximus* (Linné, 1758) show good growth when fed with a mixed algal diet, *Pavlova lutheri* (Droop) Green, 1975, *Isochrysis* aff *galbana* (Parke, 1949), named *Isochrysis tahiti* or *T. Iso*, and *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve, 1873 (PTS diet). These algae contain laminarin or chrysolaminarin as the main carbohydrates. In contrast, *Pecten maximus* larvae exhibit amylase as a main digestive enzyme (Samain *et al.*, 1987) indicating the possibility of starch hydrolysis, as it has been showed with *Rhodomonas salina* on *Ostrea edulis* Linné, 1758 and *Placopecten magellanicus* (Gmelin, 1791) (Shumway *et al.*, 1985). Consequently, we investigated the food value of *Rhodomonas salina* (Wisleouch) Hill and Wetherbee, 1989 and *Porphyridium cruentum* (Nägeli, 1849), both rich in starch on the development of *Pecten maximus* larvae.

MATERIALS AND METHODS

Algae were produced in batch in 2l flasks on Conway medium.

D larvae were placed in duplicate in 2l glass beakers at the density of 7.5. ml^{-1} and reared in filtered seawater (1µm) at 33‰ salinity and 18° C. The water was renewed each 2nd day at which time chloramphenicol at 8 $mg.l^{-1}$and food at 60 cells. μl^{-1} were added. Larvae were fed either on a single diet of *Rhodomonas salina*, *Porphyridium cruentum*, *Isochrysis* aff *galbana* (monospecific control) or on a mixed diet of PTS (plurispecific control). The size of veligers, expressed as mean equivalent diameter of the shells was estimated by means of an image analysis technique (Pontual, IFREMER Brest, personal communication) on a minimum of 50 individuals per beaker. The mortality was assessed each 2nd day by counting a sample of 200 individuals per beaker.

Epifluorescence microscopy was used for detecting ingestion and digestion of each phytoplankton species on 11 day old larvae, fed on a single diet, following the method of Babinchack and Ukeles (1979): stage 1, whole cell stage (ingestion), stage 2, lysed cell stage (beginning of digestion), stage 3, digested cell stage (digestion), stage 4, empty stage (no ingestion or complete digestion).

The biochemical contents of algae and larvae were assessed on 6 day old cultures and on 23 day old larvae, except for those fed with *Porphyridium cruentum* (day 16), following the methods of Lowry *et al.* (1951), Dubois *et al.* (1956) and Bligh and Dyer (1959).

RESULTS

The best growth of *Pecten maximus* larvae was observed when fed with the mixture PTS with an increase in size of 100µm between day 2 to 23. The growth of larvae reared on *Isochrysis* aff *galbana* and *Rhodomonas salina* was similar with an increase in size of 45µm. No growth was observed for larvae fed with *Porphyridium cruentum* of which most of the population died on day 16 (90%).

The intensity of *Isochrysis* aff *galbana* and *Rhodomonas salina* uptake was high, >50%, and digestion took place 1h after feeding. *Porphyridium cruentum* was greatly ingested but poorly digested. 24 hours later, only 5% of the larvae were in stage 3.

The organic content per cell of *Isochrysis* aff *galbana* was weak and high levels of lipids and carbohydrates were found in *Rhodomonas salina* and *Porphyridium cruentum*. The larvae fed with *Porphyridium cruentum* exhibited lower organic content on day 16 than on day 2. On day 23, higher organic content was found in larvae fed with *Rhodomonas salina* but compared to those fed with *Isochrysis* aff. *galbana*, their relative composition was similar.

DISCUSSION AND CONCLUSION

The weak organic content per cell of *Isochrysis* aff *galbana* may be explained by its small size (45 μm^3) compared to *Rhodomonas salina* and *Porphyridium cruentum* which have bigger cells (280 and 600 μm^3, respectively). Because of their high levels of lipids and carbohydrates, *Rhodomonas salina* and *Porphyridium cruentum* were probably harvested in their stationary phases of growth, reached 6 days after inoculation.

Porphyridium cruentum is unsuitable for *Pecten maximus* larval development, while *Rhodomonas salina* is as good as *Isochrysis* aff *galbana*. Because pediveligers originating from larvae fed with *Rhodomonas salina* exhibit higher organic content, *Pecten maximus* metamorphosis may be more efficient.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors wish to thank the staff of Argenton hatchery (P. Miner, M. Mazuret, J.P. Connan) for their technical assistance.

REFERENCES

Babinchack J. & Ukeles R., 1979. Epifluorescence microscopy, a technique for the study of feeding in *Crassostrea virginica* veliger larvae. *Marine Biology*, **51**: 69-76.

Bligh, E. G. & Dyer, W. F., 1959. A rapid method of total lipids extraction and purification. *Canadian Journal of Biochemistry and Physiology*, **37**: 911-917.

Dubois, M., Gilles, K. A., Hamilton, J. K., Rebes, P. A. & Smith, F., 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry*, **28**: 350-356.

Lowry, O.M., Rosenbrough, N.J., Farr, O.L. & Randall, R.J., 1951. Protein measurements with the folin reagents method. *J. Bioch. Chim.*, **193**: 133-145.

Robert R., Miner P., Mazuret M. & Connan J.P., 1994. L'écloserie expérimentale d'Argenton. Bilan et pespective. *Equinoxe*, sous presse.

Samain J.F., J.C. Cochard, L. Chevaulot, J.Y. Daniel, C. Jeanthon, J.R. Le Coz, Y. Marty, J. Moal, D. Prieur & Salaün M., 1987. Effet de la qualité de l'eau sur la croissance larvaire de *Pecten maximus* en écloserie: données préliminaires. *Haliotis*, **16**: 363-381.

Shumway S., Cucci T.R., Newell R.C. & Yentsch C.M., 1985. Particle selection, ingestion and absorbtion in filter-feeding bivalves. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **91**: 77-92.

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

10 JUIN 1994

Normes diverses

Les noms de taxa devront être cités et utilisés conformément au Code international de Nomenclature Zoologique (édition de 1985). Les noms génériques ou spécifiques seront écrits en *italique*, les noms de familles ou de divisions d'un rang plus élevé, en caractères normaux. Un nom spécifique, générique ou familial apparaissant pour le première fois dans le texte devra être accompagné de son auteur et date de publication. On évitera les tournures de phrases donnant lieu à confusion entre une référence bibliographique et l'auteur et date d'un taxon.

La bibliographie comprendra toutes les références citées dans le texte, et uniquement celles-ci. Toutefois, les références citées uniquement en tant qu'auteur et date d'un taxon ne sont pas obligatoirement incluses dans la bibliographie. Les titres des périodiques doivent apparaître *in extenso*. Les références seront citées selon un des modèles suivants:

Bourguignat J.R., 1857. Aménités malacologiques. *Revue et magasin de zoologie* (2)**9**: 3-31, pl. 1-4.

Swofford D.L. & Olsen G.J., 1990. Phylogeny reconstruction. *In:* Molecular systematics. (D.M. Hillis & C. Morris, eds.) : 411-501. Sinauer Associates, Sunderland, Massachussets.

Dans le texte, on citera les références sous la forme "... selon Hall (1986)... ", " (Hall, 1986)", (Richardson *et al.*, 1985)...". Pour plusieurs articles d'un même auteur et d'une même date, on utilisera la forme "1985a, 1985b..."

Les tirés-à-part devront être commandés au moment des épreuves. Pour chaque article, 25 tirés-à-part gratuits seront envoyés aux auteurs. Des tirés-à-part supplémentaires, payants, pourront être commandés au même moment.

Comité de rédaction

Patrick ARNAUD	Station Marine d'Endoume, Rue de la Batterie des Lions, 13007 Marseille
Alan BEBBINGTON	3 Crawley Lane, Uley, Nr Dursley, Glos GL11 5 BJ, GrandeBretagne
Alain BODOY	IFREMER, Rue de l'Ile d'Yeu,B.P. 1049 - 44037 Nantes cedex 01
Pio FIORONI	Universität Münster, Institut für Spezielle Zoologie und Vergleichende Embryologie, Hüfferstraße 1, D-48149 Münster, Allemagne
Serge GOFAS	Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie, 55 rue de Buffon, 75005 Paris
Marcel LE PENNEC	Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences , 6 avenue Le Gorgeu, 29283 Brest cedex
Pierre LUBET	Laboratoire de Zoologie, I.B.B.A., Faculté des Sciences, 14032 Caen cedex
Mathieu POULICEK	Laboratoire d'Ecologie marine, Institut de Zoologie, Université de Liège, 22 Quai van Beneden, B - 4020 Liège, BELGIQUE
JeanTARDY	Laboratoire de Biologie, Biochimie marines et Phytoécologie, IUT, Rue François de Vaux de Foletier, 17026 La Rochelle cedex
Nardo VICENTE	C.E.R.A.M., Faculté des Sciences et Techniques, de Saint Jérôme, 13397 Marseille cedex 13

Directeur de la publication : Jean TARDY, Président de la S.F.M.
Coordonnateur de ce volume : Serge GOFAS
Société Française de Malacologie - siège : 55, rue Buffon, F-75005 Paris
ISSN : 0397.765 X
Achevé d'imprimer sur les presses de l'Imprimerie de Montligeon
Dépôt légal n° 16820 - Mai 1994

Sommaire

P. LUBET
Données récentes sur la biologie des mollusques 3

M. POULICEK, J.C. BUSSERS et P. VANDEWALLE
Ecologie des Neritidae et autres Gastéropodes intertidaux de l'île de Laing (Papouasie Nouvelle-Guinée) 15

J. VOVELLE
Données nouvelles sur le durcissement des dents radulaires des Gastéropodes : exemples de *Cepaea nemoralis* (Linné, 1758) et *Berthella plumula* (Montagu, 1803) 33

M. WOŁOWICZ
Impact de l'activité humaine sur les variations inter-annuelles de la malacofaune benthique en baie de Puck (S. Baltique) 43

A. LE ROUX
Sexualité et reproduction de *Cyclope neritea* (Mollusque gastéropode) dans le golfe du Morbihan (Bretagne Sud) 51

P. LUBET & C. ALLARAKH
Stratégie de reproduction de l'huître *Saccostrea cucullata* (Born) à l'Ile Maurice. Comparaison avec d'autres secteurs de l'aire de répartition 61

P. GOULLETQUER, M. HÉRAL & J. PROU
Combined effects of temperature - salinity on larval survival of the Eastern oyster *Crassostrea virginica* in the Maryland portion of the Chesapeake Bay (U.S.A.) 71

P. GOULLETQUER, M. HÉRAL & B.J. ROTHSCHILD
Causes of decline of oyster production (*Crassostrea virginica*) in the Maryland portion of the Chesapeake Bay : A literature study 87

P. GOULLETQUER, J. PROU & M. HÉRAL
Aspects biométriques et biochimiques de la croissance de l'huître *Crassostrea virginica* en élevage suspendu à Solomons (Baie de Chesapeake) 113

L. BARILLÉ
Observation des éléments structuraux intervenant dans les mécanismes de nutrition préingestifs chez l'huître japonaise *Crassostrea gigas* 125

J. PROU, L. BARILLÉ, M. HÉRAL, G. RATISKOL, P. SOLETCHNIK, S. BOUGRIER, D. RAZET & P. GEAIRON.
Influence du cycle semi-diurne et vives-eaux mortes-eaux sur la disponibilité du matériel particulaire et son utilisation par une population de *Mytilus edulis* 139

R. ROBERT, G. TRUT, J.L. LABORDE & P. MINER
Bilan des essais d'élevage du pétoncle noir, *Chlamys varia* (Linné) dans le Basin d'Arcachon, France 155

R. ROBERT, J. MOAL, M. J. CAMPILLO & J.Y. DANIEL
The food value of starch rich flagellates for *Pecten maximus* (Linné) larvae. Preliminary results 169